

SÉRIE A, N° 893

N° D'ORDRE :

1708

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. VANDEL

PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES MODES DE REPRODUCTION DES PLANAIRES TRICLADES PALUDICOLES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *23* février 1922 devant la Commission d'examen

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { JOLEAUD.
COMBES.

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique,
3, Rue d'Ulm

1922



Digitized by the Internet Archive
in 2026

26

SÉRIE A, n° 893

N° D'ORDRE :

1708

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. VANDEL

PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES MODES DE REPRODUCTION DES PLANAIRES TRICLADES PALUDICOLES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 février 1922 devant la Commission d'examen



Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { JOLEAUD.
COMBES.

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
3, Rue d'Ulm

1922

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... MOLLIARD, *Prof*... Physiologie végétale.
Doyen honoraire.... P. APPELL.

Profess. honoraires.. { P. PUISEUX.
 VÉLAIN.
 BOUSSINESQ
 BOUTY.

E. PICARD..... Analyse supér. et algèbre supérieure.
 G. BONNIER..... Botanique.
 KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
 GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
 HALLER..... Chimie organique.
 JOANNIS..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
 JANET..... Electrotechnique générale.
 WALLERANT..... Minéralogie.
 ANDOYER..... Astronomie.
 PAINLEVÉ..... Mécanique anal. et mécan. céleste.
 HAUG..... Géologie.
 H. LE CHATELIER. Chimie générale.
 G. BERTRAND.... Chimie biologique.
 M^{me} P. CURIE.... Physique générale.
 CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés)
 C. CHABRIÉ..... Chimie appliquée.
 G. URBAIN..... Chimie minérale
 EMILE BOREL Calcul des probabilités et phys. mathém.
 MARCHIS..... Aviation.
 JEAN PERRIN.... Chimie physique.
 G. PRUVOT..... Zoologie, anatomie, physiologie compar.
 ABRAHAM..... Physique.
 CARTAN..... Mécanique rationnelle.
 Cl. GUICHARD... Géométrie supérieure.
 LAPICQUE..... Physiologie.
 GENTIL..... Géographie physique.
 VESSIOT..... Théorie des groupes et calc. des variat.
 COTTON..... Physique.
 DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
 Ch. FABRY..... Physique.
 CHARLES PEREZ ... Zoologie, anatomie, physiol. comparées
 LÉON BERTRAND... Géologie appliquée et géologie région.
 MAURAIN..... Physique du Globe.
 DANGEARD..... Botanique (Enseignement P. C. N.).
 N... Physique théorique et phys. céleste.
 N... Mathématiques générales.

Professeurs.....

LEDUC..... Physique.
 HEROUARD..... Zoologie.
 RÉMY PERRIER ... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
 LESPIEAU..... Chimie.
 SAGNAC..... Physique théorique et physique céleste
 RABAUD..... Biologie expérimentale.
 PORTIER..... Physiologie.
 BLAISE... Chimie organique.
 PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire..... D. TOMBECK

A. VANDEL
Préparateur à la Sorbonne.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES
MODES DE REPRODUCTION
des PLANAIRES TRICLADES PALUDICOLES

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	344
INTRODUCTION	346
CHAPITRE I. MATÉRIEL ET MÉTHODES. — 1. Espèces étudiées, p. 351. — a. <i>Polycelis cornuta</i> ; b. <i>Planaria alpina</i> ; c. <i>Pl. subten- taculata</i> ; d. <i>Pl. villa</i> . — 2. Méthodes de culture, p. 362. — 3. Sec- tions, p. 363. — 4. Technique	363
CHAPITRE II. LA REPRODUCTION ASEXUÉE. — 1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Triclades, p. 364. — 2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué, p. 370. — 3. Description du processus de scission, p. 375. — 4. Frag- mentations anormales et pathologiques, p. 378. — 5. Niveau du plan de scission, p. 381. — Taille des individus se divisant, p. 385. — 7. Intervalles d'une scission à l'autre, p. 386. — 8. La nature du processus de scission chez les Planaires paludicoles. Autotomie ou formation de zoïdes, p. 386. — 9. Action des facteurs externes sur la scission, p. 391. — 10. Le mécanisme de la scission. Expériences de décapitation, p. 397. — 11. Origine de la reproduction asexuée, p. 410. — 12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée	415
CHAPITRE III. LA RÉGÉNÉRATION. — 1. Régénération des frag- ments postérieurs de Planaires. Etude morphologique, p. 420. — 2. Etude histologique de la régénération et de la différenciation, p. 425. — a. Dédifférenciation des glandes génitales. — b. Dédif- férenciation des organes copulateurs. — c. Epigenèse ou préfor- mation.	
CHAPITRE IV. LA REPRODUCTION SEXUÉE. — I. Phénomènes de reproduction, p. 435. 1. Accouplement. 2. Cocons. 3. Epoques de ponte. 4. Développement. — II. La Régénération des glandes géni- tales, p. 444. 1. Historique. 2. Expériences. 3. Question du	

soma et du germen. 4. Le développement des gonades dans l'ontogénèse et la régénération. 5. Genèse de l'état asexué. 6. Action des facteurs externes sur le développement des gonades. — III. Le déterminisme du développement de l'appareil copulateur, p. 453. 1. Introduction. 2. Evolution des glandes génitales. 3. Le développement des organes copulateurs. 4. Premières expériences de régénération. 5. Expériences de castration. 6. Quelles sont les glandes qui interviennent? 7. Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs. 8. Quel est le mode d'action des testicules? 9. Conclusions.

CHAPITRE V. COMPARAISON ET RAPPORTS ENTRE LES DEUX	
MODES DE REPRODUCTION. — 1. Introduction, p. 477. — 2. Hérité-	
dité du mode de reproduction, p. 478. — 3. Cycle évolutif, p. 483.	
4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes, p. 484. —	
5. Opposition des deux modes de reproduction, p. 485. — 6. Action	
des facteurs externes sur le cycle évolutif, p. 488. — 7. Significa-	
tion et rôle de la fécondation, p. 493. — 8. Vieillesse et rajeun-	
nissement	495

RÉSUMÉ	503
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	506

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet de la présente étude ont été poursuivies pendant les années 1918-1921 au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés.

M. le Professeur CAULLERY a bien voulu, pendant tout le cours de ce travail, me prodiguer ses conseils et ses avertissements et me faire profiter des observations que lui avait suggérées une longue expérience des études biologiques. De plus, en m'agréant comme préparateur au Laboratoire d'Evolution, il m'a permis de poursuivre ces recherches dans les meilleures conditions de travail et de documentation. Je tiens à lui en exprimer ici ma profonde gratitude.

M. le Professeur RABAUD m'a témoigné, depuis le début de mes études, une profonde et constante bienveillance; je ne saurais trop l'assurer de ma sincère reconnaissance. D'autre part, en m'enseignant à me méfier des explications verbales et à ne point accepter les théories les plus en vogue sans les soumettre à une critique serrée, il m'a rendu le plus utile service; j'ai commencé par appliquer à moi-même cette sage méthode,

et l'on verra, au cours de ce travail que, plus d'une fois, j'ai été amené à reviser complètement mes premières opinions.

M. le Professeur CH. PEREZ, avec une extrême obligeance, s'est bien souvent mis à ma disposition pour me fournir des renseignements tant théoriques que pratiques qui m'ont été des plus précieux. Je tiens à l'assurer ici de toute ma gratitude.

J'adresse aussi tous mes remerciements à M. EDMOND BORDAGE dont j'ai, plus d'une fois, mis à contribution la vaste érudition et les profondes connaissances biologiques, tout particulièrement en ce qui a trait à la régénération.

Au début de ce travail, je ne saurais oublier M. R. DE LA VAULX, à qui je suis lié par une amitié de longue date ; c'est au cours de conversations et de discussions surgies presque chaque jour entre nous que se sont dégagées et élaborées bien des idées, que l'on trouvera dans le présent travail.

Enfin, je ne voudrais pas manquer de rendre hommage aux talents du garçon de laboratoire, JOSEPH GATELLIER, dont l'ingéniosité est appréciée par tous ceux qui l'ont employé ; j'ai pu établir, grâce à lui, plusieurs installations délicates : glaciers, étuves, appareils d'aération, etc., qui ont permis de mener à bien des expériences difficiles.

J'adresse aussi mes remerciements à la DIRECTION DU *Bulletin Biologique*, qui a bien voulu accepter, dans son périodique, le présent travail.

INTRODUCTION

« On sait que les phénomènes naturels paraissent de plus en plus compliqués à mesure qu'on les étudie davantage ».

E. G. CONKLIN : *L'Hérédité et le Milieu*, trad.
HERLANT, 1920, p. 151.

Certaines Planaires d'eau douce se reproduisent non seulement par œufs et la voie sexuée normale, mais encore plus simplement, par division transversale. Au cours de recherches purement faunistiques, j'avais été frappé par les rapports qui existent chez ces animaux entre les conditions de milieu et le mode de reproduction (VANDEL, 1919 a). Ces observations sont le point de départ du présent travail. Je m'étais proposé, au début de cette étude, un double but : d'une part, chercher à préciser le déterminisme de chaque mode de reproduction ; d'autre part, essayer, par une comparaison minutieuse entre individus sexués et scissipares, de mettre en évidence la signification profonde de la fécondation.

En ce qui concerne le premier point, les observations que j'avais faites dans la nature (et il en est toujours ainsi, quand on se contente de simples observations, sans y adjoindre l'expérimentation et les cultures méthodiques) semblaient fournir la solution du problème : les agents externes (nourriture, température, etc.) constituaient, très vraisemblablement les causes fondamentales déterminant le mode de reproduction ; il ne restait plus qu'à préciser les détails de cette action. Mais comme l'a dit un philosophe moderne : « Dans la science, le vraisemblable n'est pas souvent le vrai » ⁽¹⁾. Je suis arrivé, au cours de ce travail à une conception toute différente, qui s'est imposée à moi, d'autant plus fortement que mes expériences se multipliaient.

⁽¹⁾ LÉVY-BRUHL. *La Morale et la Science des mœurs*, p. 126.

Les facteurs externes, auxquels j'ai toujours accordé la plus grande attention, ne remplissent pas dans le déterminisme du cycle et du mode de reproduction le rôle capital qu'on a voulu leur faire jouer. Les facteurs externes (et tout spécialement la température) accélèrent, retardent ou même inhibent certaines phases du cycle (de même que bien d'autres réactions vitales). Mais à cela se borne leur action ; la réaction elle-même, son mode et ses particularités, sont déterminés par la constitution héréditaire de l'individu, par son *génotype*, comme disent les généticiens modernes.

Cette conception ressortira clairement, je l'espère, de la présente étude. Le fait que le cycle évolutif est déterminé fondamentalement par des facteurs héréditaires et n'est influencé que superficiellement par les conditions de milieu, constitue, à mon avis, l'un des résultats les plus importants de ce travail. Et, je crois, que l'étude consciencieuse des cycles de reproduction (où se succèdent des générations sexuées et asexuées, ou à œufs fécondables et parthénogénétiques) conduirait, et nous y reviendrons plus loin, à des conclusions analogues.

Quant au second problème, celui de la signification de la fécondation, il est d'une importance capitale. La fécondation a un double rôle : d'une part, une fonction dynamique : l'excitation qui déclenche la segmentation de l'œuf ; le mécanisme de cette action, encore mystérieux il y a peu d'années, a été singulièrement éclairci par les recherches récentes de parthénogenèse expérimentale, de mérogonie, de polyspermie, etc. ; d'autre part, un rôle beaucoup moins connu dans une série de phénomènes d'ordre très général : hérédité, variabilité, rajeunissement, etc. Je comptais pouvoir, à la suite d'études comparatives entre planaires sexuées et scissipares, jeter quelque lumière sur cette seconde fonction encore si obscure. J'avais cru, à un moment donné, en fournir une solution, tout au moins partielle, et voir dans la fécondation une source de rajeunissement, nécessaire au maintien de l'espèce. Mais des observations ultérieures n'ont pas confirmé ce que les premières semblaient avoir établi. Dans beaucoup de cas, et en particulier chez plusieurs Planaires, la fécondation ne paraît pas indispensable à la conservation de l'espèce, et ne semble même pas la favoriser en quelque manière. Le rajeunissement peut se pro-

duire très vraisemblablement, ainsi que nous le verrons à la fin de ce travail, tout à fait indépendamment de la reproduction sexuée et même de toute reproduction. Plusieurs théories ont cherché à expliquer le rôle de la fécondation, mais, encore que chacune renferme probablement une part de vérité, elles exigent toute la nécessité et l'universalité de la reproduction sexuée et ne rendent pas compte des exceptions si nombreuses et si variées que présente ce processus. Nous devons avouer qu'à l'heure actuelle, nous ignorons à peu près tout du déterminisme et du rôle de la fécondation.

Il paraît cependant difficile de dénier toute importance à un phénomène aussi général qui constitue le processus fondamental de la sexualité, et qui se retrouve dans l'ensemble des deux règnes organiques, sous les aspects les plus divers, il est vrai, mais qui, néanmoins, conserve toujours ses caractéristiques essentielles. On comprend mal comment un processus aussi compliqué qui ne peut se réaliser parfois que par des voies si extraordinairement détournées, et qui n'est même pas lié essentiellement à la reproduction (comme cela se voit nettement chez les êtres unicellulaires) n'eût pas été éliminé depuis longtemps par la sélection, s'il ne se rattachait à quelque phénomène capital ; mais la signification de ce phénomène nous échappe encore.

D'ailleurs, je pense maintenant que ce ne sont point les organismes supérieurs, Métazoaires ou Phanérogames, qui nous livreront la solution du problème ; il y a chez eux trop de processus accessoires, secondaires : parthénogenèse, autofécondation, reproduction asexuée, etc., qui viennent masquer le rôle primordial de la fécondation. Ce sont les organismes les plus simples, ceux qui présentent les premières manifestations de la sexualité (les Thallophytes, en particulier), qui nous permettront, peut-être, de discerner non seulement le rôle, mais encore, et ce qui est aussi important, le déterminisme de ce phénomène.

Cette opinion ne trouverait, peut-être, pas meilleure confirmation qu'en l'examen de l'œuvre d'Emile MAUPAS et des conclusions qui s'en dégagent. Ce chercheur modeste dont tous les travaux font preuve du plus grand sens biologique, a été constamment préoccupé par le grand problème de la fécondation.

Amené par l'étude des Infusoires à reprendre la question de la conjugaison chez ces organismes, il a été conduit à émettre la théorie du rajeunissement karyogamique que l'on connaît : la conjugaison est un processus qui assure le rajeunissement des cellules germinales et leur permet ainsi d'échapper à la mort, à laquelle sont voués tous les autres éléments ⁽¹⁾. MAUPAS s'est efforcé, par la suite, d'étendre à d'autres organismes, cette hypothèse fondée sur l'étude des seuls Infusoires. Ces recherches n'ont, en général, apporté aucune solution nette du problème de la fécondation, et c'est ce qui explique que plusieurs de ces travaux, dont quelques-uns cependant considérables, soient restés inédits ⁽²⁾.

En 1889, au moment où son grand mémoire sur la conjugaison des Ciliés venait de paraître, MAUPAS mettait en culture plusieurs espèces de Rotifères ; ses recherches sur *Hydatina senta* ont, seules, fait l'objet de courtes notes. Mais, dans le même moment, il élevait un Bdelloïde, *Adineta Vaga* qu'il arrivait à maintenir en cultures parthénogénétiques du 15 mars 1889 jusqu'en septembre 1893 (c'est-à-dire pendant 4 ans 1/2) ; et cela, sans voir apparaître, à aucun moment, de formes sexuées ⁽³⁾. La parthénogenèse peut donc se maintenir, chez certaines espèces, tout au moins, de façon pratiquement indéfinie.

En 1891, il étudiait la multiplication asexuée des oligochètes limicoles (œuvre posthume, 1919), et arrivait à conserver pendant cinq ans des *Naïs elinguis*, se reproduisant exclusivement par bourgeonnement. Là encore, la fécondation semble inutile à la conservation de l'espèce.

Enfin, en 1900, il publiait son beau travail sur *Les Modes et formes de reproduction des Nématodes* où il signalait que chez

(1) Les études récentes, et tout particulièrement celles de WOODRUFF et ERDMANN (1914) ont montré que les Infusoires sont loin de représenter des organismes simples et primitifs, et, que les phénomènes d'« endomixie », comparables à une sorte de parthénogenèse (HERTWIG, 1914 ; CALKINS, 1915) peuvent remplacer complètement la conjugaison. L'endomixie peut assurer le maintien indéfini de l'espèce ; les cultures de WOODRUFF ont atteint, aux dernières nouvelles (1921), 8.400 générations.

(2) Je tiens à remercier tout particulièrement M. le Professeur CAULLERY qui m'a permis de prendre connaissance des notes de travail de MAUPAS et d'y retrouver plusieurs études inédites.

(3) On sait, en effet, que les ♂ de Bdelloïdes sont jusqu'ici inconnus,

plusieurs *Rhabditis*, l'autofécondation semble être la règle générale.

Ainsi donc, la parthénogenèse, le bourgeonnement, l'autogamie, tout aussi bien que la fécondation croisée, permettent à certaines espèces de se maintenir et de se perpétuer indéfiniment dans de bonnes conditions. La signification de la fécondation croisée reste obscure. Et cette série de recherches amenait le savant biologiste d'Alger à formuler en 1899 (œuvre posthume, 1919, p. 151) une conclusion bien différente de celle que lui avait suggérée dix ans plus tôt l'étude des Infusoires : « La fécondation ne répond nullement, dit-il, à un besoin universel et absolu de la vie. Beaucoup d'êtres vivent et se reproduisent sans que la fécondation intervienne dans leur existence. Certains, même, d'origine gamogénétique indiscutable, peuvent se maintenir et se multiplier indéfiniment par agamogenèse. La karyogamie fécondatrice est donc un processus surajouté à la multiplication ; elle n'est qu'un cas particulier de cette propriété universelle de la matière vivante. Son rôle et sa signification ne sont pas encore complètement connus. Comme la sexualité, elle n'est évidemment qu'une adaptation spéciale et limitée ».

Conduit par l'étude des divers modes de reproduction des Planaires à examiner le problème de la fécondation, je suis arrivé, comme MAUPAS, à un résultat négatif. La solution du problème ne nous sera pas fournie, je crois, par l'étude des animaux supérieurs, mais, c'est, comme je l'ai dit plus haut, chez les formes les plus simples qu'il la faudrait chercher.

Si aucune conclusion positive sur la signification de la fécondation ne ressort de cette étude (et ce résultat négatif n'est peut-être pas complètement dépourvu d'intérêt), par contre, d'autres questions qui ne faisaient point partie de mon plan primitif, ont surgi au cours de ce travail ; elles ont fait l'objet de recherches détaillées et m'ont permis d'apporter sur les problèmes de la régénération, de la différenciation, des caractères sexuels secondaires, etc., des données nouvelles et intéressantes. Cette étude n'aurait d'ailleurs pas été inutile même si elle n'avait servi qu'à mieux nous faire sentir l'effroyable complexité des phénomènes biologiques et la vanité des théories qui prétendent ramener toutes les manifestations de la vie à quelques lois simples et schématiques.

CHAPITRE I

MATÉRIEL et MÉTHODES

SOMMAIRE. — 1. Espèces étudiées : a. *Polycelis cornuta*. b. *Planaria alpina*. c. *Pl. subtentaculata*. d. *Pl. vitta*. — 2. Méthodes de culture. — 3. Sections. — 4. Technique.

1. Espèces étudiées.

Ainsi que nous le préciserons au chapitre II, quatre espèces de Planaires triclades paludicoles présentent en Europe, un mode de reproduction asexué ; ce sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina*, *Pl. subtentaculata* et *Pl. vitta*. J'ai pu étudier ces quatre espèces, mais de façon diversement approfondie. *Polycelis cornuta* a été mon principal objet de travail, tout d'abord en raison de la facilité avec laquelle je pouvais me procurer cet animal, et ensuite, à cause de la coexistence des deux modes de reproduction, sexué et asexué, qui fait de cet organisme un sujet de choix pour l'étude que je m'étais proposée. *Planaria alpina* qui se multiplie moins fréquemment par scission, et qui est d'un élevage plus délicat, est moins favorable que *Pol. cornuta* pour ce genre de recherches ; cette planaire m'a servi surtout à vérifier et à étendre les résultats obtenus avec l'espèce précédente. J'ai pu me procurer *Pl. subtentaculata* au cours de la dernière année de ce travail ; elle se multiplie exclusivement par division transversale et ne fournit donc aucune donnée sur les rapports entre les deux modes de reproduction, sexué et agame. Enfin j'ai pu faire, à diverses reprises, quelques observations et expériences sur *Pl. vitta*.

Il est nécessaire, avant d'entreprendre l'étude des modes de reproduction de ces animaux, de donner quelques indications sur leur anatomie et leur répartition géographique ; nous aurons à faire usage de ces données au cours de ce travail.

a. *Polycelis cornuta* Johnson.

Cette espèce doit porter, comme l'ont fait remarquer JOHNSON (1883), ØRSTED (1844), ZACHARIAS (1886), DE BEAUCHAMP (1909), le nom de *Polycelis felina* qui lui a été attribué par DALYELL en 1814. Le nom de *Pol. cornuta* donné d'abord par JOHNSON en 1822, puis par O. SCHMIDT en 1860, est donc postérieur, mais il est si universellement répandu, surtout depuis les travaux de VOIGT, que son changement entraînerait, peut-être, plus de confusion que de profit.

On trouvera une description de cette planaire dans les monographies de O. SCHMIDT (1860) et de BÖHMIG (1909). Comme toutes les espèces du genre *Polycelis*, cet animal possède un grand nombre d'yeux répartis sur les bords antérieur et latéraux de la tête. La région céphalique présente des tentacules saillants qui lui ont fait donner le nom de *cornuta* ou de *felina* (par ce dernier terme, DALYELL avait voulu rappeler la ressemblance avec une tête de chat). L'une des particularités les plus caractéristiques de cette forme, et dont on ne retrouve l'analogue chez aucune planaire d'eau douce, est l'existence d'une poche spéciale, située derrière l'appareil copulateur, s'ouvrant par un orifice indépendant et contenant des organes dits « musculo-glandulaires ». La nature et le rôle de ces organes sont encore inconnus ; j'ai résumé nos connaissances sur ce point dans un autre travail (VANDEL, 1921 *d.*). L'appareil génital présente aussi quelques particularités intéressantes : l'atrium génital est nettement séparé en deux régions : l'*atrium genitale commune*, et l'*atrium genitale masculinum* ; nous verrons plus loin (p. 458) que ces deux parties ont une origine différente ; elles naissent d'ébauches distinctes qui ne se réunissent que secondairement. La base du canal utérin présente un sphincter musculaire considérable qui est indiqué dès les premiers stades du développement.

Pol. cornuta présente une grande variabilité dans le nombre des poches et organes musculo-glandulaires ; j'ai pu distinguer un certain nombre de variétés (*var. xiganensis*, *Borellii*, etc.) pour l'étude desquelles je renvoie à mon précédent travail (VANDEL, 1921 *d.*). Je compte d'ailleurs prochainement reprendre en détail cette question.

Répartition géographique. — A la suite des travaux de VOIGT (1894 *b*, p. 162 ; 1900, p. 1 ; 1901 *b*, p. 225 ; 1904, p. 110 ; 1905, p. 181 ; 1907, p. 67) on a voulu considérer *Pol. cornuta* comme un animal arctico-alpin et en faire un reliquat glaciaire. Or, rien n'est plus inexact. Cette espèce fait précisément défaut dans le nord de l'Europe et dans les hautes montagnes ; elle est, par contre, répandue dans toutes les régions tempérées de l'Europe moyenne ; elle ne paraît même pas rare dans la zone méditerranéenne, et je l'ai trouvée aux environs de Montpellier qui est justement la ville de France où l'on a enregistré les températures les plus élevées.

Passons maintenant rapidement en revue les diverses stations où cette espèce a été signalée ; la carte ci-jointe (fig. 1) permettra de suivre plus aisément cette énumération ; elle donne, d'ailleurs une représentation partiellement inexacte de la répartition de cet animal, du fait que certaines régions ont été beaucoup mieux explorées que d'autres ; c'est ainsi que la faune turbellarienne de la Suisse est bien connue, alors que nous ne possédons que des documents encore très vagues sur les planaires de l'ouest et du midi de la France.

Dans les Alpes, cette espèce paraît peu commune, au moins dans les hautes régions. M. le Professeur LÉGER, que je remercie de son extrême obligeance, a bien voulu me donner quelques renseignements sur la répartition de cette Planaire dans les Alpes françaises : « Cette espèce, m'écrit-il, paraît répandue dans les Alpes du Dauphiné, mais elle remonte beaucoup moins haut que *Pl. alpina* ; un de mes élèves la signale comme fréquente vers 1.000 mètres ». BORELLI (1893) la rencontre en quelques points des Alpes-Maritimes. R. MONTI (1904) la trouve au lac de Zvole, dans la vallée du Vertosan (à 2.521 mètres d'altitude ; c'est la station la plus élevée connue, mais il s'agit ici d'un lac et non d'un ruisseau). ZSCHOKKE (1900) signale l'absence de *Pol. cornuta* dans la zone vraiment alpine, et STEINMANN, dans sa revision des planaires suisses (1911) ne l'indique que de Lugano, Interlaken et Lucerne. Elle paraît, par contre, assez commune dans les plaines du nord de l'Italie : environs de Turin (BORELLI, 1893), de Pavie (BALSAMO-CRIVELLI, 1865), de Vérone (GARBINI, 1895). Enfin, dans la zone subalpine, elle a été trouvée aux environs de Gratz par O. SCHMIDT (1860)

et MICOLETZKY (1907), en Carinthie par LATZEL (1876), et à Trieste par STEINMANN (1906).



Fig. 1. — Répartition de *Polycelis cornuta*.

Dans les Pyrénées, BORELLI (1905) l'a rencontrée en plusieurs points ; elle présente, d'ailleurs, dans cette région une série de variétés remarquables que j'ai étudiées ailleurs (VANDEL,

1921 *d*). DE BEAUCHAMP (1920) la signale également aux environs de Saint-Girons, dans l'Ariège.

Mais son véritable domaine semble être, bien plus que les hautes chaînes, les régions de moyennes montagnes et de collines. La *var. viganensis* a été, tout d'abord, trouvée par DUGÈS (1830) au Vigan, dans les Cévennes; elle descend de là jusqu'à Montpellier (VANDEL, 1921 *d*). Elle ne paraît pas rare en Auvergne (BRUYANT, 1908). Dans le Jura, la répartition de cette espèce est fort bien connue grâce aux travaux de FUHRMANN (1894), de DUPLESSIS (1897), de VOLZ (1900), de STEINMANN (1906, 1907, 1911), de THIÉBAUD (1908), de VIRIEUX (1911, 1912), de BORNHAUSER (1912) et aux observations de l'auteur. *Pol. cornuta* existe dans la « Haute-Chaine », mais ne semble pas dépasser 1.000 mètres (la station la plus élevée que je connaisse est la source du Doubs, près Mouthe, à 937 mètres d'altitude). Elle descend, par contre, dans la zone du vignoble et dans la plaine, et cela, sur les deux versants de la chaîne : en Suisse, elle a été signalée à Orbe, Cossonay, Auvernier, Saint-Blaise, Aarberg, Soleure, Olten, aux environs de Bâle, etc.; en France on l'a rencontrée à Champagnole, Syam, Fioget, Chambly, Chalin, etc., etc.

Dans les Vosges, elle ne paraît pas rare non plus (LAUTERBORN, 1904; BRESSLAU, 1910; BURR, 1912; MERCIER, 1912). On la rencontre également dans la Forêt-Noire (STRUBELL, *in* VOIGT, 1894 *b*, p. 165; ZSCHOKKE, 1902; LAMPERT, 1904; STEINMANN, 1906; SCHUCKMANN, 1910). Elle paraît d'ailleurs très répandue dans toutes les moyennes montagnes de l'Europe centrale : Haardt (VOIGT, 1896), Pfälzerwald (LAUTERBORN, 1904), Taunus (VOIGT, 1901 *a*, 1901 *b*), Hundsrück (VOIGT, 1892 *b*, 1896, 1903), Eifel (VOIGT, 1896, 1907), Siebengebirge (VOIGT, 1901 *a*), Hautes-Fagnes ⁽¹⁾ (VOIGT, 1903, FRÉDÉRICQ, 1904), Sauerland (THIENEMANN, 1912), Meissner (VOIGT, 1896), Rhön (VOIGT, 1896), Thüringer Wald (S. SCHULTZE *in* O. SCHMIDT, 1860, p. 26; VOIGT, 1896; THIENEMANN, 1908), en Wurtemberg et en Bavière (LAMPERT,

(1) M. BONDRIT, préparateur à l'Université de Liège, a eu la grande amabilité de récolter à mon intention des Planaires dans les Hautes-Fagnes belges. Comme l'avait déjà remarqué FRÉDÉRICQ, *Pol. cornuta* paraît commune dans les petits ruisseaux de cette région; elle se rencontre jusqu'aux environs de Liège, à Beaufays.

1904; EXSLIN, 1907), Böhmerwald (VEJDOVSKY, 1895), Isergebirge (ZACHARIAS, 1886).

Elle est donc extrêmement commune dans les régions accidentées de l'Europe moyenne ; elle est également très répandue dans les pays de plaine. On l'a signalée en bien des points du nord et de l'est de la France : à Wimereux (GIARD, 1879 ; HALLEZ, 1890-1893), à Roisin, en Belgique (HALLEZ, 1890-1893), à Neufchatel, dans le pays de Bray (DE BEAUCHAMP, 1918), aux environs de Paris, où elle est très commune (GIARD, 1879 ; DE BEAUCHAMP, 1909 ; VANDEL, 1919 c), près de Caen (MERCIER, 1921). Elle paraît très commune en Normandie, autant qu'il m'a pu en juger au cours d'une rapide excursion ; j'ai trouvé cette planaire près de Sées (Orne) ainsi qu'aux environs d'Alençon, dans la forêt d'Ecouves (Orne) et dans la forêt de Perseigne (Sarthe). Elle est probablement très répandue en Bretagne, dont les forêts d'Ecouves et de Perseigne constituent d'ailleurs les premiers promontoires, mais elle n'y a pas été recherchée jusqu'ici. Elle est commune dans l'est de la France : elle existe dans les départements de l'Aube (DE BEAUCHAMP, 1918), de la Haute-Marne (observations personnelles), de la Côte-d'Or (Paris, 1918), de la Haute-Saône (VIRIEUX, 1912, et observations personnelles).

La répartition de *Pol. cornuta* dans l'ouest et le midi de la France est encore fort mal connue ; cette espèce ne paraît cependant pas y être rare comme l'indiquent les quelques jalons que nous possédons. Elle a été signalée près de Bordeaux par DES MOULINS (1830) ; M. GRASSÉ m'a envoyé des exemplaires de cette espèce provenant d'un affluent de la rive gauche de la Dordogne, non loin de Bergerac ; quelques individus étaient parfaitement sexués. Enfin, nous avons vu plus haut que cette planaire existait sous une variété spéciale (*var. viganensis*) en Languedoc.

En dehors de France, cette espèce a été encore signalée en Hollande (WEBER, 1907), en Angleterre (JOHNSON, 1822, 1825 ; JOHNSTON, 1863), en Irlande (JAMESON, 1897), en Ecosse (DALYELL, 1814), et en Russie, près de Moscou (ROSSINSKY, 1892). Elle manque, par contre, en Scandinavie (VON HOFSTEN, 1908, p. 9).

Cette revue que je crois à peu près complète, montre avec la plus grande évidence que cette planaire n'est pas une espèce arctico-alpine ; elle est très répandue dans toute la zone tem-

pérée de l'Europe moyenne, et fait, au contraire, défaut dans les régions très élevées ou boréales.

b. *Planaria alpina* Dana

(= *P. arethusa* Dalyell = *P. abeissa* Ijima = *P. montana* Chichkoff).

L'anatomie de cet animal est bien connue ; elle se reconnaît facilement au premier abord à ses deux petits tentacules céphaliques et à ses yeux, au nombre de deux, assez éloignés du bord antérieur de la tête, et rapprochés le long de la ligne médiane ; de plus, son appareil copulateur est tout à fait caractéristique ; il se distingue par sa forme globuleuse et la musculature exceptionnellement développée de la gaine du pénis ; il a été décrit en détail par KENNEL (1889), CHICHKOFF (1892), STOPPENBRINK (1905), MICOLETZKY (1907), BOEHMIG (1909).

Répartition géographique. — A l'encontre de l'espèce précédente, cette planaire est franchement *montagnarde* et *arctique* ; aussi l'hypothèse qui veut en faire un reliquat glaciaire est fort soutenable (cette hypothèse a été développée, à maintes reprises, en particulier par KENNEL (1889) ; VOIGT (1891, 1894 b, 1896, 1901 b, 1904, 1905, 1907), ZSCHOKKE (1908), etc.).

Comme l'indique son nom, elle est extrêmement répandue dans les Alpes (fig. 2). Elle a été trouvée, pour la première fois, par DANA en 1762, dans les Alpes-Maritimes, près de Garesio. Plus récemment, BORELLI (1893), note qu'elle est fort commune dans ces régions (Ormea, Boves, Limone, Valdieri, etc.). Dans les Alpes françaises, où elle est certainement fort répandue, sa présence a été rarement signalée : BLANCHARD et RICHARD (1897) signalent au lac de Gimont, près de Briançon, une Planaire qui, d'après ZSCHOKKE (1900, p. 82) serait *Pl. alpina*. M. le Professeur LÉGER a eu la grande amabilité de me communiquer les renseignements suivants, d'autant plus précieux que les documents relatifs à ces régions sont d'une extrême pénurie : « *Pl. alpina* — m'écrit-il — existe de façon constante et en grand nombre à peu près dans tous les ruisseaux de montagne du Dauphiné. Je l'ai trouvée à peu près partout jusqu'à la limite de l'eau liquide... *Pl. alpina* est très commune dans tous les ruisseaux de la chaîne de Belledune... ;

elle existe aussi dans quelques sources du Vercors ». Enfin, M. le Professeur LÉGER voulait bien m'envoyer quelques exem-



Fig. 2. — Répartition de *Planaria alpina*.

plaires de cette espèce qu'il avait récoltés au Lautaret (2.100 m.) et dans la Guisane (2.200 m.). M. DE LA VAULX a trouvé cette

espèce au Fayet-Saint-Gervais et à Chamonix (Haute-Savoie). Des recherches ultérieures établiront probablement que cette Planaire est très répandue dans toutes les Alpes françaises.

Elle existe aussi dans les lacs du Rutor (R. MONTI, 1906), dans le val d'Aoste et les vallées adjacentes (BORELLI, 1893, R. MONTI, 1900, 1904), les Alpes du Tessin (R. MONTI, 1904). Dans les Alpes suisses, elle est très commune et a été souvent signalée ; on trouvera la liste complète des stations dans la revision de STEINMANN (1911) ; elle remonte jusqu'à 2.850 mètres d'altitude près de Zermatt.

Elle n'a pas été signalée, à ma connaissance, dans les Alpes bavaoises ; cela n'indique point qu'elle n'y existe pas, mais seulement qu'elle n'y a pas été recherchée. MICOLETZKY la trouve dans les Alpes de Salzburg (1911), dans les Koralpen, les Kleinalpen, et jusque dans la vallée de la Mur (1907). Elle existe également dans les prolongements de la chaîne alpine, dans les Carpathes (HANKO, 1911), et enfin, dans la chaîne balkanique, au mont Vitocha, près de Sofia (CHICHKOFF, 1903).

Elle ne paraît pas rare non plus dans les Pyrénées, autant que nous puissions en juger par le travail de BORELLI (1905) ; cet auteur signale *Pl. alpina* à Gavarnie et au Canigou.

Mais cette espèce n'est pas cantonnée dans les grandes chaînes du système alpin. Elle existe aussi dans les moyennes montagnes de l'Europe centrale et occidentale. Elle a été signalée en Auvergne, dans le massif du Mont-Dore (BRUYANT, 1908). Dans le Jura, sa répartition est bien connue grâce aux travaux des zoologistes suisses (voir la revision de STEINMANN, 1911) et aux recherches de l'auteur. *Pl. alpina* est très répandue sur toute la longueur de la chaîne, mais seulement dans la région désignée par les géologues sous le nom de « Haute-Chaîne » qui commence vers 700-800 mètres d'altitude. Elle ne se rencontre qu'exceptionnellement dans les zones inférieures (zones des plateaux et du vignoble). Dans les hautes vallées jurassiennes, *Pl. alpina* est extrêmement commune dans tous les ruisseaux, et remonte jusqu'aux plus hautes altitudes [à 1.600 mètres, dans la mare du col du Crozet, d'après VIRIEUX (1912)]. Il résulte de ce qui a été dit plus haut que dans la zone comprise entre 700 et 1.000 mètres d'altitude, on trouve

mélangées *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*; vers le haut de cette zone *Pl. alpina* devient très commune, tandis que vers le bas, c'est *Pol. cornuta* qui prédomine.

Elle existe aussi dans les Vosges (BRESSLAU, 1910; BURR, 1912; MERCIER, 1912). Enfin, elle ne paraît pas rare dans les moyennes montagnes de l'Europe centrale : Forêt Noire (ZSCHOKKE, 1902; LAMPERT, 1904; STEINMANN, 1906; SCHUCKMANN, 1910), Haardt (VOIGT, 1896), Taunus (VOIGT, 1892 *b*, 1894 *b*, 1896), Hunsrück (VOIGT, 1894 *b*, 1896, 1901 *b*, 1905), Eifel (VOIGT, 1896, 1907), Siebengebirge (VOIGT, 1891, 1892 *b*, 1894 *b*, 1896), Hautes-Fagnes (VOIGT, 1905; FRÉDÉRICQ, 1905), Sauerland (VOIGT, 1896; THIENEMANN, 1912), Harz (COLLIN, 1891), Braunschweig (BRANDES, 1900), Hoher Hagen (VOIGT, 1896), Meissner (VOIGT, 1896), Vogelsgebirge (VOIGT, 1896), Rhön (LEYDIG, 1881; VOIGT, 1896), en Wurtemberg (HESSE, 1897; LAMPERT, 1904; ENSLIN, 1907), Thüringerwald (MEISSNER in COLLIN, 1891; IJIMA, 1887; VOIGT, 1896), Riesengebirge (ZACHARIAS, 1886); enfin, elle paraît très commune en Bohême (VEJDOVSKY, 1895).

Cette espèce se rencontre parfois, quoique rarement en quelques points isolés de la plaine, loin des centres montagneux; c'est ainsi qu'elle a été signalée au plateau de Malzéville, près Nancy (MERCIER, 1909; GUÉNOT et MERCIER, 1914), en un point de la Côte-d'Or (PARIS, 1918), au plateau de Langres (observations personnelles) ⁽¹⁾, à Resson, près de Nogent-sur-Seine, dans l'Aube (DE BEAUCHAMP, 1918), dans la forêt de Marly, près de Paris (VANDEL, 1919 *c*); cette dernière station est la plus occidentale que je connaisse. En Allemagne, on la connaît également dans des stations fort peu élevées : Erlangen (LAMPERT, 1904), Würzburg (KENNEL, 1889; LAMPERT, 1904), Marburg (WILHELM, 1904).

Mais ce ne sont là que des stations isolées et très limitées. Avec les Alpes, sa vraie patrie semble être le continent scandinave; elle y est très commune, et particulièrement dans les montagnes du Nord de la Suède, dans le Torne Lappmark

(1) J'ai rencontré *Pl. alpina* au plateau de Langres, mais dans une région très limitée (dans la région septentrionale et liasique, aux environs de Poiseul). Partout ailleurs, les sources, pourtant abondantes sur le plateau, ne renferment que *Pol. cornuta*.

(THIENEMANN, 1906 ; VON HOFSTEN, 1908, 1917); elle se trouve aussi en Laponie, en Finlande (LUTHER, 1908), et dans les îles de la Baltique : Möen (BRINKMANN, 1907), Rügen (THIENEMANN, 1906), Bornholm (VON HOFSTEN, 1920), et enfin en Ecosse (DALYELL, 1814).

Planaria alpina est donc franchement une espèce artico-alpine. Il est fort intéressant de constater que sur la limite méridionale de son aire de répartition, cette espèce donne naissance à une série de *variétés polypharyngiennes* que je ne peux que rapidement signaler ici; ce sont *Pl. montenegrina* MRAZEK, du Monténégro et de Bulgarie (CHICHKOFF), *Pl. anophthalmia* MRAZEK, du Monténégro également, et *Pl. teratophila* STEINMANN, des environs de Naples.

c. *Planaria subtentaculata* Draparnaud.

J'ai exposé, dans un autre travail (VANDEL, 1921 d) l'état de nos connaissances sur cette espèce; j'en ai donné la description et j'ai rassemblé les renseignements que nous possédons sur sa distribution géographique. Je rappellerai seulement les faits suivants : *Pl. subtentaculata* est une espèce méditerranéenne; elle n'est connue jusqu'ici de façon certaine qu'en deux stations : Montpellier, en Languedoc, et Rapallo en Ligurie; cette espèce est normalement asexuée et son appareil génital est encore inconnu.

d. *Planaria vitta* Dugès.

J'ai étudié dans deux travaux précédents (VANDEL, 1920 c et 1921 d) la biologie et l'anatomie de cette planaire; j'en résume ici les principales conclusions : *Pl. vitta* a été trouvée en de nombreux points d'Europe, mais l'on a probablement confondu sous ce nom deux espèces distinctes : l'une habite l'Europe occidentale; c'est la forme que j'ai pu étudier et dont j'ai décrit l'appareil génital; l'autre qui semble spéciale à la Bohême, paraît se rapprocher, autant qu'on en puisse juger par les indications sommaires de VEJDOVSKY, du genre *Dendrocoelum*. D'après mes observations, la forme de l'Europe occidentale semble habiter normalement les nappes phréatiques et n'appar-

rait dans les sources qu'au moment des grandes eaux ; les individus sexués n'ont été jusqu'ici rencontrés qu'à Montpellier.

2. Méthodes de culture.

a) Mes cultures de Planaires étaient installées dans une pièce située dans les caves du laboratoire ; la température assez constante et la lumière diffuse qui y régnaient étaient tout à fait propices à l'élevage de ces animaux.

L'eau des bacs de culture était oxygénée par un jet d'air comprimé.

Les changements de température ont été obtenus à l'aide, soit d'une glacière, soit d'un thermostat.

b) *Nourriture*. — Toutes mes Planaires, sauf *Pl. vitta*, ont été nourries avec des *Gammarus* qui constituent leur alimentation naturelle. *Pl. vitta* refuse les Crustacés ; elle accepte, par contre, fort bien des petits Oligochètes, les *Tubificidés* en particulier. La pâture était distribuée régulièrement une fois par semaine.

c) *Température*. — J'ai étudié avec soin, sur *Pol. cornuta*, l'action de la température sur les conditions de vie. Les animaux peuvent supporter le gel, pendant douze heures tout au moins, sans mourir. KORSCHLT (1914) avait déjà fait des constatations analogues. Entre 0 et 3-4°, les processus métaboliques sont à peu près arrêtés ; la régénération est nulle à cette température (LILLIE et KNOWLTON (1897), ont donné pour *Pl. torva*, des chiffres analogues). Entre 7 et 16-17°, tous les processus vitaux entrent en jeu régulièrement ; ce sont les limites normales des conditions de vie de cette espèce. L'intervalle de 17 à 20° constitue une zone sensible dans laquelle les animaux réagissent diversement suivant leur constitution : les uns deviennent malades, les autres continuent à vivre normalement. A partir de 20° les animaux se décomposent et meurent rapidement ; cependant par des gradations successives on peut les amener à supporter des températures de 20-25° ⁽¹⁾. Mais,

(1) Sur l'adaptation des Planaires aux hautes températures, voir le travail de E. BEHRE (1918).

comme nous le verrons plus loin (p. 466), il se produit à cette température, une dégénérescence extrêmement rapide de certains organes, des gonades, en particulier. Je n'ai jamais pu conserver des animaux au-dessus de 25-26°.

Ces chiffres ne valent que pour *Pol. carnuta*. Ils sont différents pour chaque espèce. Pour *Pl. alpina* ils sont légèrement inférieurs ; *Pl. goniocephala* peut supporter une température de 34° (STEINMANN, 1906) ; *Pl. subtentaculata*, espèce méditerranéenne, ainsi que les Planaires d'eau stagnante vivent parfaitement à une température de 25°.

3. Sections.

Les méthodes employées par le biologiste pour résoudre les problèmes qui se présentent à lui, doivent varier suivant le groupe d'animaux auquel il s'adresse, et s'adapter à chaque cas particulier. Les Planaires possèdent une puissance de régénération extrêmement étendue ; elles peuvent — comme le dit un ancien auteur (DALYELL, 1814, p. 32) — « almost be called immortal under the edge of the knife ». Aussi ai-je utilisé très fréquemment les phénomènes de régénération pour attaquer les problèmes les plus divers, les méthodes employées pour d'autres groupes d'animaux ne pouvant généralement pas s'appliquer aux Planaires.

Je me suis servi, pour pratiquer des sections de morceaux de lames de rasoir Gillette ; on peut facilement les diviser en très petits fragments et les monter en bistouris d'une grande finesse.

4. Technique.

L'étude de la forme des Planaires doit toujours être faite sur le vivant.

Fixés, les animaux ont été, soit montés *in toto*, soit débités en coupes sériées.

Pour préparer les animaux *in toto*, j'ai employé la méthode suivante : on inonde brusquement l'animal d'une solution d'acide azotique à 1/10 : on l'y laisse pendant quelques minutes,

on le fait passer par la série des alcools, et enfin on le monte directement dans le baume sans coloration. Cette méthode expéditive convient très bien pour l'étude des phénomènes de scissiparité; elle permet de se rendre compte du niveau de scission, d'apercevoir le pharynx, la bouche, de distinguer les parties anciennés et les régions nouvellement régénérées, etc. J'ai aussi fait quelques colorations *in toto* à l'hématoxyline au fer, suivant le procédé indiqué par DE BEAUCHAMP (1920, p. 190).

Mais toutes les recherches précises réclament l'emploi de coupes sériées. J'ai employé les méthodes ordinaires; aucun fixateur n'est absolument parfait; le mieux est de les varier et de comparer les résultats; je me suis servi du Flemming, du Bouin, du liquide de Chichkoff (1892), de celui de de Beauchamp (1920), etc. Comme colorants, j'ai utilisé de préférence l'hématoxyline au fer associée à l'éosine.

CHAPITRE II

LA REPRODUCTION ASEXUÉE

SOMMAIRE.— 1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Tricladés. — 2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué. — 3. Description du processus de scission. — 4. Fragmentations anormales et pathologiques. — 5. Niveau du plan de scission. — 6. Taille des individus se divisant.— 7. Intervalles d'une scission à l'autre. — 8. La nature du processus de scission chez les Planaires paludicoles. Autotomie ou formation de zoïdes. — 9. Action des facteurs externes sur la scission. 10. Le mécanisme de la scission. Expériences de décapitation. — 11. Origine de la reproduction asexuée. 12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée.

1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Tricladés.

C'est un naturaliste français, DRAPARNAUD qui, le premier, je crois, a signalé un mode de reproduction scissipare chez une Planaire. Dans son remarquable *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*, paru en l'an IX (1801), il donne la description d'une nouvelle espèce de Planaire, *Planaria subtentaculata* (pour lui, en effet, les « Planaires forment la nuance intermédiaire entre les Vers proprement dits et les Mollusques ») et décrit ainsi la manière dont elle se reproduit : « Cette Planaire est ovipare au printemps, et geminipare en été. Au mois de thermidor, l'animal se divise spontanément en deux parties : la ligne de section est en dessus de l'orifice abdominal. Dans l'espace de dix jours, la portion antérieure a recouvré sa queue, et dans quinze jours, la partie postérieure, ou la queue, a acquis une tête, des yeux, un corps, un estomac. J'ai coupé l'animal par plusieurs sections transversales, et chaque partie a bientôt formé un nouvel

individu. L'on sent que lorsque je le coupais en deux parties, au-dessus de la base du sac intestinal, la portion postérieure en repoussant une tête avait l'estomac dans le cou. Mais bientôt cet ancien estomac disparaissait et il s'en formait un nouveau à la place ordinaire, vers le milieu du corps. J'ai divisé aussi cette Planaire en deux parties par une section longitudinale, et dans l'espace de vingt jours, chaque moitié a acquis une moitié semblable et correspondante. BONNET, en parlant de l'âme des animaux, dit que lorsqu'on divise un polype, c'est dans la tête que réside l'âme après la section. L'on pourrait demander aux Psychologistes dans quelle des deux moitiés de notre Planaire, divisée longitudinalement se trouve l'âme après la section ».

Quelques années plus tard, en 1814, un zoologiste écossais, JOHN GRAHAM DALYELL, livrait au public un travail où se trouvaient exposées de remarquables observations ayant trait à l'anatomie et à la biologie des Planaires ; ses études et ses expériences sont tout à fait remarquables pour l'époque, tant par l'exactitude rigoureuse des détails que par l'originalité des idées ; il est, en particulier, le premier qui ait obtenu par voie expérimentale, des planaires doubles, à deux têtes ou à deux queues ⁽¹⁾. Il a signalé aussi la reproduction scissipare de plusieurs espèces. Il décrit chez sa *Planaria felina* qui est notre *Polycelis cornuta* (voir p. 352), le processus de scission avec beaucoup de détails et une grande exactitude. Il remarque très justement que les fragments sont de tailles très variables : « There seems no exact rule or limitation in respect to the quantity separating. Sometimes it is a minute fragment ; sometimes as much as leaves the proboscis exposed, or towards a third of the body » (p. 51) ; la scission se fait sans aucune préparation préalable : « It can as little be ascertained that there is any previous preparation for division. No indications are betrayed ; and in so far as I have witnessed, it takes place just as an ordinary incident in the animal's existence. » (p. 52). Enfin, il est, de tous les auteurs qui ont étudié la question, celui qui a observé avec le plus d'exactitude le phénomène de scission : « When inspecting one of these animals on a summer evening, I saw the head separate from the body, without any apparent

(1) BONNET, en 1745, avait déjà obtenu, en expérimentant sur des *Lumbriculus*, des formes doubles à deux têtes ou à deux queues.

struggle, and crawl away. And at another time, when exhibiting to a friend the remarkable mode in which the creature feeds, a portion of the tail was detached, while in the act of simple extension » (p. 53). Il décrit encore avec précision les phénomènes de régénération et note l'action de la température sur la rapidité de ces processus. Il n'a pas observé la reproduction sexuée chez cette espèce. Dans le même travail (p. 85), DALYELL donne la description d'une *Planaria arethusa*, qui est probablement identique à la *Planaria alpina* de DANA. Il n'a pas vu les individus sexués de cette espèce, mais a observé la reproduction scissipare. Comme à l'ordinaire, ses observations sont tout à fait exactes ; il remarque que, chez cette espèce, le fragment postérieur est toujours beaucoup plus petit que la souche, et que le processus de scission est beaucoup moins fréquent que chez *Planaria felina*.

Un peu plus tard (1822), un naturaliste anglais, J. R. JOHNSON, ignorant les travaux de son prédécesseur, décrivait à nouveau sous le nom de *Planaria cornuta*, la *Pl. felina* de DALYELL. Dans un autre travail, paru trois ans après (1825, p. 248), il reconnaît d'ailleurs l'identité des deux formes. Il donne la description et même des figures de la scission de *P. cornuta*, mais ses observations sont moins exactes que celles du zoologiste d'Edimbourg. Il assigne (p. 443) une durée de trois jours au processus de scission, alors que nous verrons que la division est un phénomène extrêmement rapide, s'effectuant en quelques secondes. Il signale aussi le phénomène de scission chez une *Pl. torva* qui est peut-être *Pl. alpina* (voir VOÏET, 1904, p. 130). Il n'a pas observé la reproduction sexuée chez ces deux espèces (1825, p. 251).

DUGÈS, professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier, l'un des naturalistes qui ont apporté une des contributions les plus importantes à l'histoire des Planaires, décrit en ces termes la division de *Pl. subtentaculata* (1828, p. 169) : « Je l'ai vu aussi (ce mode de reproduction asexué) plusieurs fois, ainsi que DRAPARNAUD, avoir lieu chez la Planaire subtentaculée. Ce naturaliste n'en avait été témoin qu'en automne, et c'est au devant du pore alimentaire qu'il a vu la séparation s'exécuter. Le printemps et l'automne m'en ont offert indifféremment des exemples ; mais c'est toujours derrière le pore alimentaire que

se décidait le partage; et le suçoir restait à la moitié antérieure, tandis qu'à la postérieure s'en reformait un autre en peu de jours. Il est à remarquer que, chez cette Planaire, je n'ai jamais pu observer aucune apparence des organes génitaux ni de leur orifice extérieur ». Dans son second mémoire (1830), il décrit *Pl. vitta* et désigne sous le nom de *Pl. viganensis*, une variété spéciale de *Pol. cornuta* (voir VANDEL, 1921 *d*) ; mais chez ces deux espèces, il n'a observé que les individus sexués.

Après cette série de remarquables travaux qui avaient établi d'une façon indéniable l'existence d'une reproduction asexuée chez trois espèces de Planaires, cette question entre, pour une cinquantaine d'années, dans une période d'oubli et de silence. La division spontanée des Planaires est même considérée par certains auteurs comme un mythe sans fondements : [F. F. SCHULZE (1836, p. 30), VON GRAFF (1882, p. 125)]. O. SCHMIDT redécrit, pour la quatrième fois, en 1860, *Poycelis cornuta* et lui redonne, sans le savoir, le même nom que JOHNSON ; mais il n'a observé que des individus sexués et ne dit rien sur la reproduction scissipare de cette espèce.

Il faut arriver au travail de ZACHARIAS (1886) pour trouver à nouveau quelques données sur la multiplication asexuée des Planaires. Il signale rapidement ce mode de reproduction chez *Pol. cornuta*, et décrit un mode de scission très particulier chez sa *Pl. subtentaculata* d'Hirschberg, en Silésie. J'ai déjà indiqué (VANDEL, 1921 *d*) et j'y reviendrai plus loin, que cette espèce est très douteuse et n'est probablement que le fruit d'observations mal faites.

Quelques années plus tard, paraissent les importants travaux de VOIGT (1892 *a*, 1894 *a*, 1896, 1900) qui, tout en s'attachant principalement à la distribution des Planaires montagnardes, renferment un grand nombre d'indications sur la reproduction de ces animaux. VOIGT (voir, en particulier son travail de 1900) signale la reproduction asexuée de *Pol. cornuta*, la régénération des fragments, l'influence de la température et des saisons sur ce processus, etc. Je cite, au sujet de la description du processus de scission, les termes mêmes de l'auteur (1900, p. 1) : « Die Abschnürung geschieht in der Weise, dass hinter der Mundöffnung rings um den ganzen Körper, eine Furche auftritt, die immer tiefer einschneidet, bis der

Zusammenhang zwischen den beiden Stücken des Körpers, dem Kopfteil und dem Schwanzteil, so lose wird, dass der letztere bei der geringsten Bewegung des Tieres abfällt und für sich weiter kriecht ». Cette description reproduite dans l'ouvrage classique de KORSCHULT et HEIDER (1910, p. 583) est, comme nous le verrons, tout à fait inexacte. — VOIGT n'a pas vu la reproduction asexuée de *Pl. alpina*, ou du moins les processus de scission qu'il décrit (1894, p. 774) sont des phénomènes pathologiques qui n'ont rien à voir avec la division normale.

VOIGT (1900, p. 69) donne aussi une description assez fautive de la scission chez *Pol. cornuta* : « Es entsteht hinter der Mundöffnung mitten durch den Körper hindurch ein Loch, nun erst lösen sich nach und nach auch die Seitenränder ab ».

Plusieurs faunisticiens signalent la reproduction asexuée de *Pl. alpina*, mais sans apporter de documents précis sur le mécanisme du processus ; tels sont BORELLI (1893), ZSCHOKKE (1900), WILHELMI (1904), THIENEMANN (1906). Enfin STEINMANN (1906, 1907, 1916) considère que la scission de *Pl. alpina* est un phénomène pathologique déterminé par de mauvaises conditions de milieu : « Der Vorgang — dit-il (1916, p. 3251) — selbst wird eingeleitet durch eine leichte Einschnürung eines Körperendes. Die Teilung beginnt also seitlich. Wie VOIGT, sah auch ich häufig die zerschnürten Stücke zu Grunde gehen », et il donne des figures représentant ces processus ; nous verrons plus loin que le zoologiste suisse a pris des phénomènes pathologiques pour les processus normaux de division.

STEINMANN (1908, p. 559) signale aussi rapidement la reproduction asexuée de *Pl. teratophila*, forme polypharyngienne, apparentée à *Pl. alpina*.

La reproduction asexuée de *Pl. vitta* a été signalée par VEJDOVSKY (1895) ⁽¹⁾, ENSLIN (1906), SEKERA (1909) ⁽¹⁾, BORNHAUSER (1912), STEINMANN (1916).

La scission de *Pl. subtentaculata* a fait l'objet, depuis les travaux des anciens auteurs d'une note de BORELLI (1893), et récemment d'une belle étude de L. LOBETTI-BODONI (1918).

Conclusions. — De ce rapide exposé historique, il ressort que les phénomènes de scission chez les Planaires étaient encore

(1) Il s'agit, dans ce cas, de l'espèce bohémienne.

très mal connus, et avaient donné lieu à des descriptions en général inexactes, comme celles de VOIGT, de VOLZ, de STEINMANN, etc. Il était donc fort utile de préciser le mécanisme de la division. Quant au déterminisme de la scission, aucun auteur, à part CHILD, n'avait abordé sérieusement la question; il y avait, là aussi, un beau champ d'investigations à explorer.

2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué.

HALLEZ (1892) a donné une classification, devenue classique, des Planaires triclades : il les divise en *Maricoles*, habitant les eaux salées ou saumâtres, *Terricoles* ou Planaires terrestres, et *Paludicoles* ⁽¹⁾, peuplant les eaux douces. Aucune espèce du premier groupe ne présente de reproduction asexuée (WILHELMI, 1909, p. 55). Bon nombre de *Terricoles* se multiplient par fragmentation; mais n'ayant pas eu l'occasion d'étudier par moi-même ces animaux, je n'ai pas fait le dénombrement exact des espèces susceptibles de se reproduire par division. Pour les *Paludicoles*, au contraire, dont je me suis spécialement occupé, je donne, ci-dessous, la liste à peu près complète, je crois, des Planaires qui peuvent se multiplier asexuellement.

On remarquera, qu'en dehors de *Polycelis cornuta* toutes les espèces scissipares appartiennent au genre *Planaria* (genre immense qui constitue plutôt une famille qu'une division générique, et demanderait à être subdivisé). La reproduction asexuée semble faire défaut chez les espèces des genres *Dendrocoelum*, *Bdellocephala* et du grand genre asiatique *Sorocelis* ⁽²⁾.

(¹) Je conserve ici quoiqu'il ne soit pas des mieux choisis le terme de *Paludicoles* qui est tout à fait classique et universellement répandu; les Planaires d'eau douce ne sont pas toutes, en effet, des espèces de marais, comme semble l'indiquer le nom de *Paludicoles*; beaucoup habitent les ruisseaux; et c'est justement le cas pour les Planaires que j'étudie dans ce travail.

(²) KOROTNEFF (1912) signale que plusieurs *Sorocelis* récoltés au Baïkal sont dépourvus d'organes génitaux (*S. aculeata*, *nigrescens*, *retiformis*, *reticulosa*, *subfulva*, *gracilis*, *lobata*, *lactea*, *bilineata*, *versicolor*, *fulvescens*, etc.). De même tous les *Sorocelis* rapportés du Thibet par le CAP. STEWART (MEIXNER et MUTH, 1911) étaient asexués. Mais, très probablement, il s'agit là simplement d'individus jeunes immatures.

a. *Planaires européennes.*

J'ai été conduit à admettre qu'en Europe quatre espèces seulement se reproduisent par division. Ce sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina* ⁽¹⁾, *Pl. vittu* ⁽²⁾, et *Pl. subtentaculata*.

b. *Planaires asiatiques.*

La faune turbellarienne la plus riche de l'Asie (et probablement du monde entier ⁽³⁾), se trouve dans le Baïkal. Mais, autant qu'on en puisse juger par les travaux de SABUSSOW (écrits complètement en russe et par suite inaccessibles à la grande majorité des zoologistes) et la monographie un peu sommaire de KOROTNEFF (1912), aucune espèce ne semble se reproduire par division. KOROTNEFF décrit plusieurs espèces de *Planaria* dépourvues d'organes génitaux. S'agit-il là d'animaux jeunes, immatures ou d'individus à multiplication scissipare ? Nous n'en savons rien.

La faune turbellarienne asiatique la mieux connue est ensuite celle du Japon qui a fait l'objet d'une monographie récente d'IJIMA et KABURAKI (1916). Ces auteurs ne signalent aucune forme se reproduisant par scission ; il est cependant probable que *Planaria pellucida* qui se trouve dans les ruisseaux de Sakhalin, et qui est toujours asexuée, se multiplie par division.

Le seul auteur qui ait décrit des Planaires asiatiques scissipares est WHITEHOUSE ; cet auteur a d'ailleurs tendance à admettre que toutes les planaires dépourvues d'organes génitaux se reproduisent par division, ce qui est évidemment exagéré ; dans bien des cas, il s'agit probablement d'animaux jeunes ou à l'état de repos sexuel. WHITEHOUSE (1913 b) décrit trois Planaires, *Pl. tiberiensis*, *Pl. salina*, *Pl. barroisi*, récoltées par

(1) A laquelle il faut adjoindre les formes polypharyngiennes : *Pl. teratophila* (STEINMANN, 1908, p. 559) et *Pl. montenegrina* (MRAZEK, 1903, p. 39-40).

(2) Au cas où l'on établirait, de façon définitive, que *Pl. vittu* renferme en réalité deux espèces, l'une habitant l'Europe occidentale, l'autre la Bohême, le nombre des Planaires scissipares européennes monterait à cinq.

(3) D'après les travaux de GERSTFELD, de GRUBE, de SABUSSOW, de KOROTNEFF, le Baïkal renferme près d'une centaine d'espèces de Triclares, réparties en dix genres, et de même que pour les innombrables Gammarides qui peuplent ce lac, bien des formes sont encore probablement inconnues.

ANNANDALE, soit dans le lac de Tibériade (Palestine), soit dans les sources plus ou moins salées qui l'entourent. Tous ces animaux étaient asexués, et l'auteur pense qu'ils se reproduisent par scission. WHITEHOUSE (1913 a) décrit également une *Pl. aborensis*, provenant des ruisseaux de l'Abor (Himalaya oriental) ; cette Planaire ressemble beaucoup à *Pl. subtentaculata* d'Europe ; quelques individus présentent des ovaires, mais pas de testicules ; il y a peut-être alternance de générations sexuées et asexuées.

c. Planaires africaines.

L'Afrique semble être peu riche en Planaires. STUHLMANN, dans son voyage en Afrique Centrale avait déjà noté cette pauvreté spécialement en Dendrocœles. Il est assez suggestif, à cet égard, de rapprocher le Tanganyika qui renferme, cependant, une faune si riche et si variée (près de 400 espèces, d'après CUNNINGTON, 1920), mais qui possède une seule Planaire (*Pl. tanganyicae*, Laidlaw, 1906), du Baïkal aux eaux froides et pures qui en contient plus d'une centaine. Quoi qu'il en soit, la reproduction asexuée n'a été signalée jusqu'ici chez aucune espèce africaine. Il est cependant probable qu'elle doit exister, car la plupart des Planaires récoltées en Afrique sont asexuées : *Pl. venusta* (BÖHMIG, 1898), du bassin de l'Ituri, est complètement asexuée ; sur 43 individus de *Pl. neumanni*, de l'Afrique Orientale, étudiés par NEPPI (1905), 4 individus seulement étaient sexués ; enfin les *Pl. gonocephala* du Kenya (DE BEAUCHAMP, 1913) sont en majorité asexuées.

d. Planaires de l'Amérique du Nord.

Les Planaires de l'Amérique du Nord sont, avec les espèces européennes les seules qui aient été étudiées au point de vue biologique. Plusieurs se reproduisent par scission.

Planaria maculata Leidy, forme d'étangs et d'eaux stagnantes, est très répandue aux Etats-Unis. WOODWORTH (1896, 1897) admet, sans l'avoir observé directement, que cette espèce peut se multiplier par division transversale. Mais c'est au beau travail de CURTIS (1902) que nous devons une connaissance exacte des

phénomènes de reproduction chez cette espèce. *Pl. maculata* présente, suivant les localités des races dont les unes sont exclusivement sexuées, d'autres constamment asexuées, tandis que certaines présentent dans le cours de l'année, une alternance de générations sexuées et asexuées. CURTIS admet cependant que toutes ces races appartiennent à la même espèce. L. H. HYMAN (1920), pense, au contraire, que sous le nom de *Pl. maculata*, on a confondu plusieurs espèces distinctes ; en particulier, une forme « *striped* », exclusivement asexuée, et que l'on rencontre aux environs de Chicago, serait différente de la vraie *Pl. maculata*.

Pl. agilis Stringer, présente d'après STRINGER (1909, 1918), un cycle de reproduction très comparable à celui de *Pl. maculata*. Il en est de même pour *Pl. morgani* Stevens et Boring (= *Pl. truncata* LEIDY).

Pl. dorocephala Woodworth, espèce de sources et de ruisseaux, se reproduit exclusivement par division. Elle est presque toujours asexuée ; seul CHILD (1915, p. 125) a pu obtenir, au laboratoire, quelques individus sexués.

Pl. velata Stringer qui se trouve dans les étangs et mares temporaires, se fragmente en plusieurs morceaux (STRINGER, 1909 ; CHILD, 1913 *b*, 1914 *a*) qui, après enkystement (et rajeunissement, d'après CHILD) sont capables de donner naissance à de petites Planaires. Cette espèce est toujours asexuée ; CHILD (1915, p. 131) a vu seulement quelques individus avec des ovaires et des testicules, mais pas d'appareil copulateur.

Pl. unionicola Woodworth, espèce encore mal connue qui vit dans les *Unio alatus* de l'Illinois, se reproduirait aussi par voie asexuée (WOODWORTH, 1898).

Enfin STRINGER (1918, p. 336) signale que chez *Pl. gonocephala* Dugès(?), il y a une « reproduction asexually common ». Il s'agit là, bien certainement, d'une Planaire différente de l'espèce européenne, car notre *Pl. gonocephala* ne se reproduit pas par voie asexuée.

e. Planaires de l'Amérique Centrale.

Pl. fissipara, trouvée par KENNEL (1883, 1889) dans un petit étang de l'île de la Trinidad, a un mode de reproduction remar-

quable : la régénération du second zoïde débute avant la séparation des deux individus ; ce mode rappelle tout à fait celui que l'on rencontre chez les Rhabdocœles.

f. *Planaires de l'Amérique du Sud.*

Pl. andina Borelli, de la République Argentine (BORELLI, 1895, 1897) est normalement sexuée ; cependant, il est possible que les jeunes individus se reproduisent par division.

Pl. laurentiana Borelli, trouvée également dans des ruisseaux de la République Argentine (BORELLI, 1895) ne présente pas d'organes génitaux ; elle doit se multiplier par scission.

Pl. similis Böhmig, récoltée au Chili, dans un ruisseau près de Valparaiso (BÖHMIG, 1902) est asexuée et se reproduit vraisemblablement par division.

Pl. paramensis Fuhrmann, des Cordilières colombiennes (FUHRMANN, 1914) présente, comme *Pl. fissipara*, un mode de reproduction analogue à celui des Rhabdocœles, avec régénération des organes précédant la séparation des deux individus.

Pl. camelix Fuhrmann, trouvée dans les mêmes régions, se reproduit aussi par division transversale.

g. *Planaires australiennes.*

Nos connaissances sur les Planaires d'Australie sont encore très rudimentaires. Le seul travail qui, à ma connaissance, ait été consacré aux Triclades de ces régions est celui de A. WEISS (1910). Ces Planaires semblent d'ailleurs constituer un groupe à part, assez spécial, caractérisé par l'existence sur le bord antérieur de la tête, de nombreuses fossettes sensibles. Quoi qu'il en soit, l'auteur décrit une *Pl. graffi* qui semble présenter (p. 586), comme *Pl. maculata*, une alternance de générations sexuées et asexuées. Mais une étude sur place serait nécessaire pour établir la chose de façon indiscutable.

Conclusions.

Les Planaires se reproduisant par scission sont donc assez nombreuses; elles comprennent au moins une vingtaine d'espèces, et il est probable qu'il y aura lieu d'y ajouter beaucoup de formes encore plus ou moins mal décrites, qui sont dépourvues d'organes génitaux et doivent se multiplier, à certains moments tout au moins, par division transversale.

3. Description du processus de scission.

La scission est un phénomène extrêmement rapide, et il est par suite difficile d'y assister; c'est ce qui explique qu'il en ait été donné si souvent des descriptions inexactes. Moi même qui ai enregistré dans mes cultures ou mes expériences des centaines de scissions, je n'ai pu observer que dans un petit nombre de cas, le processus de scission lui-même. Cependant, j'ai pu suivre, plusieurs fois, le phénomène dans son ensemble, ce qui me permet d'en donner une description détaillée. Le processus est beaucoup plus facile à suivre chez les individus que l'on a décapités, cette opération déclanchant, comme nous le verrons plus loin, les réactions de scission.

Voici comment se produit la division chez *Pol. cornuta*, espèce à laquelle se rapportent la plupart de mes observations. Certains animaux, d'abord rétractés à l'état de repos, commencent à se mouvoir; mais la partie antérieure, seule, se déplace; la partie postérieure reste très fortement attachée au substratum ⁽¹⁾. La région antérieure s'allonge autant qu'il lui est possible et finit par se fixer, elle aussi, au substratum. Les deux parties, antérieure et postérieure, se contractent alors fortement ce qui a pour résultat d'étirer de façon démesurée la région médiane (fig. 3 a); c'est à cette position que je donnerai désormais le nom de « *position de scission* »; elle caractérise essentiellement ce processus. La contraction étant alors arrivée à son

(1) Le rôle des glandes doit être fort important dans ce processus; on constate, en effet, qu'après la scission, le fragment postérieur est entouré d'un mucus blanchâtre, reste des sécrétions glandulaires.

maximum, une déchirure se produit brusquement dans la partie médiane distendue (fig. 3 b), et les deux morceaux se

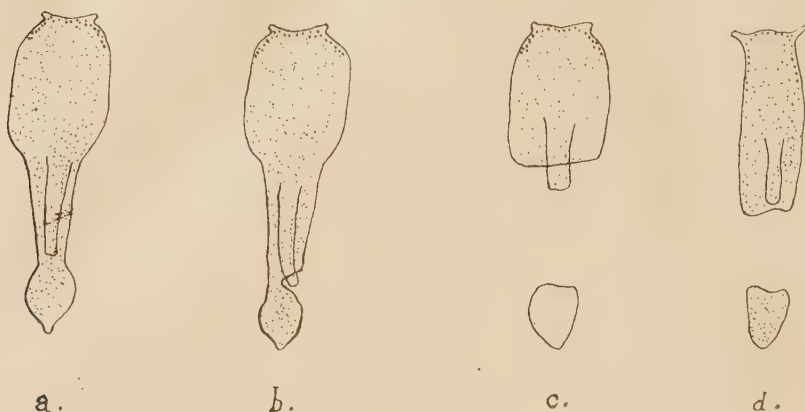


Fig. 3. — La scission chez *Polycelis cornuta*.

séparent (fig. 3 c). Aussitôt après, ils reprennent l'aspect normal (fig. 3 d). La partie postérieure reste immobile, tandis que

le morceau antérieur se met à ramper normalement. Le pharynx qui fait quelquefois saillie, au moment de la scission, se contracte ensuite et rentre dans la portion de la poche pharyngienne contenue dans la région antérieure.



Fig. 4. — La scission chez *Planaria alpina*.

Ce processus est extrêmement rapide. Il ne dure, en général, que quelques secondes. En tous cas, la position de scission ne persiste jamais plus d'une minute. Si la scission ne réussit pas (ce qui arrive assez souvent, chez les animaux décapités, tout au moins), l'animal se détend, reprend son aspect normal et se met à ramper comme si rien n'avait eu lieu.

Ce phénomène de scission que j'ai pu suivre de façon complète chez plusieurs individus, et dont la description précédente

donne, je crois, une représentation exacte, a été, en général, mal observé. Seul DALYELL, dont j'ai cité le texte plus haut, semble avoir assisté réellement à des divisions ; les autres auteurs, VOIGT et VOLZ en particulier (voir les citations, pp. 368-369), n'ayant pu observer ces manifestations si fugitives, ont donné de la division des interprétations tout à fait inexactes.

J'ai pu observer aussi le phénomène de scission chez *Pl. alpina* ; il se produit exactement de la même façon que chez *Pol. cornuta* (fig. 4) ; il est également extrêmement rapide. VOIGT (1894 a, p. 774) et STEINMANN (1907, p. 47; 1916, p. 3251) qui ont décrit des phénomènes de division chez cette espèce, ont pris pour le processus de scission des manifestations pathologiques dont nous nous occuperons plus loin.

Les observations de L. LOBETTI-BODONI (1918) et les miennes propres établissent que chez *Pl. subtentaculata* la division se produit d'une façon tout à fait analogue ; la position de scission persiste cependant beaucoup plus longtemps que chez *Pol. cornuta*.

Mes observations sur *Pl. vitta* sont peu nombreuses et je n'ai pu assister à l'ensemble du phénomène ; j'ai cependant constaté des positions de scission tout à fait typiques et semblables à celles de *Pol. cornuta*.

CHILD (1910, p. 163) a bien observé et figuré le processus de scission chez *Pl. dorotocephala*. Il le décrit en ces termes : « In animals which are apparently advancing in the usual manner the posterior region suddenly attaches itself by its tail and lateral margins to the substratum while the anterior region continues to advance, often using its lateral margins and its head in the manner characteristic of these species to draw itself forward. In consequence of these reactions the posterior portion of the first zooid becomes much elongated and the region just anterior to the second zooid most of all. This condition may persist in some cases for a few seconds, but is soon followed by rupture at the region of greatest tension, i. e., just anterior to the attached region, and the first zooid resumes its interrupted advance, while the second zooid usually remains quiescent, often not moving at all unless stimulated, until the development of the new head has attained a certain stage ». Il arrive parfois (CHILD, 1915, p. 123), comme je l'ai observé chez *Pol. cornuta*,

que la position de scission ne soit pas suivie d'arrachement; l'animal reprend alors son aspect ordinaire. CHILD a également réussi à empêcher la scission en mettant les animaux dans un vase dont les parois ont été vaselinées, la fixation de la partie postérieure étant ainsi rendue impossible.

Il est probable que la scission se passe de la même façon chez *Pl. maculata* et ne se produit pas à la suite d'une contraction des muscles circulaires comme le prétend CURTIS (1902, p. 522).

Conclusions.

De l'ensemble des observations précédentes on peut conclure que dans tout le groupe des Planaires Triclades (en exceptant les *Pl. fissipara* et *paramensis*) la scission se produit de la même façon : elle est le résultat des réactions indépendantes qui animent les deux parties, antérieure et postérieure, et qui amènent une brusque déchirure entre ces deux régions; dans tous les cas, la scission est un phénomène extrêmement rapide.

4. Fragmentations anormales et pathologiques.

Je crois pouvoir affirmer qu'en Europe, seules, quatre espèces de Planaires triclades paludicoles présentent un mode normal de reproduction asexué; la scission s'opère suivant le mécanisme décrit dans le paragraphe précédent; elle se produit exclusivement chez les individus asexués ⁽¹⁾. Ces quatre espèces que j'ai déjà nommées précédemment, sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina* (et les formes polypharyngiennes qui s'y rattachent), *Pl. subtentaculata* et *Pl. vitta* ⁽²⁾.

Cependant on a signalé des processus de scission chez un grand nombre d'autres espèces : *Bdellocephala punctata* (STEIN-

(1) J'entends désigner par le terme d'« individus asexués », qui reviendra souvent dans ce travail, des animaux qui ne présentent pas d'organes copulateurs mais qui peuvent posséder des rudiments de gonades.

(2) WILHELM (1909, p. 86, en note) signale que les *Pl. lugubris* du lac d'Agnano, près de Naples, se reproduisent exclusivement par voie asexuée. Il y a donc là peut-être un processus normal de scission; je n'ai jamais rien observé de tel chez les *Pl. lugubris* récoltées en France.

MANN, 1916), *Dendrocœlum lacteum* (BERNINGER, 1911), *Planaria torva* (BERNINGER, 1911), *Pl. gonocephala* (BERNINGER, 1911; STEINMANN, 1916), *Pl. albissima* (SEKERA, 1888), *Pl. polychroa* (SEKERA, 1888; GHISALBERTI, 1919), *Pl. caratica* (MONIEZ, 1888).

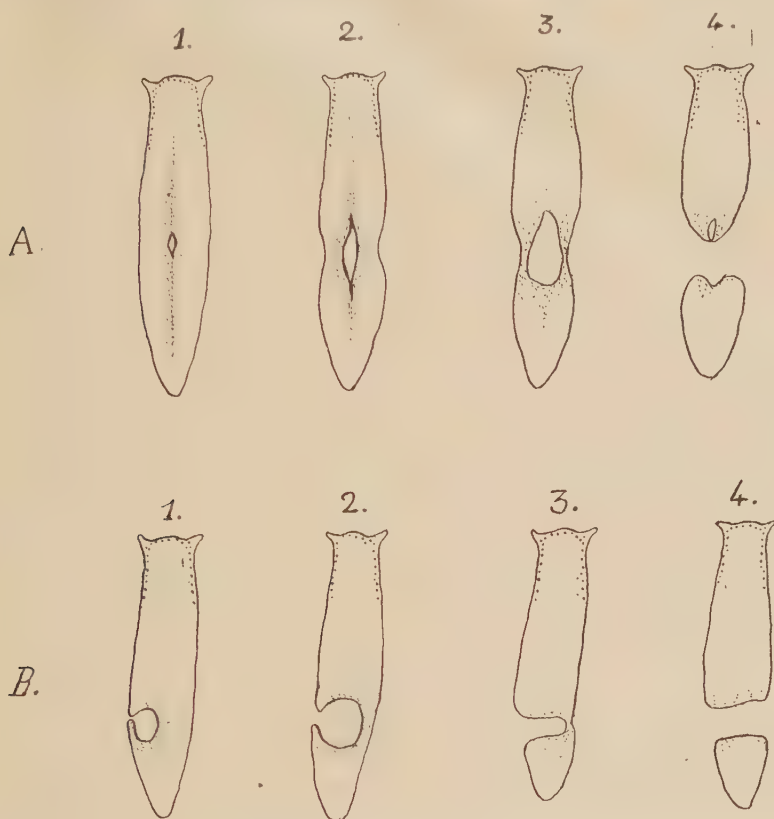


Fig. 5. — Fragmentations pathologiques chez des *Pol. cornuta* sexuées.

J'ai pu, moi-même, observer le phénomène chez *Bdellocephala punctata*, *Dendrocœlum lacteum* et *Planaria gonocephala*. Cette liste, comme on le voit, comprend la presque totalité des Triclares paludicoles (¹). Faut-il en conclure que toutes les Pla-

(¹) Parmi les Terricoles, *Rhynchodemus terrestris* présenterait d'après NOLL (1862) un mode de reproduction asexué; mais les observations que j'ai pu faire sur des individus récoltés en Haute-Saône, me conduisent à admettre que *Rh. terrestris* se reproduit exclusivement par voie sexuée. La soi-disant division n'est probablement que le résultat de déchirures pathologiques.

naires sont plus ou moins capables de se reproduire par scission ? Je ne le crois pas ; en réalité, toutes les prétendues scissions signalées dans les espèces ci-dessus sont des phénomènes pathologiques très différents des processus de division normale ; ces fragmentations sont d'ailleurs, en général, suivies de la mort de l'un ou des deux fragments, et ne constituent donc évidemment pas un mode de multiplication.

Ces phénomènes sont déterminés soit par les mauvaises conditions dans lesquelles se trouvent les animaux (milieu confiné, température trop élevée, affaement, etc.), soit par la maladie, soit par la vieillesse (voir p. 497).

J'ai suivi avec soin le mécanisme de ces fragmentations pathologiques chez des individus *sexués* de *Pol. cornuta* (comme je l'ai dit plus haut, la reproduction asexuée n'a lieu que chez les individus dépourvus d'organes copulateurs ; les scissions qui se produisent chez les animaux sexués sont toujours des fragmentations pathologiques d'un caractère bien différent). Ce phénomène est très fréquent chez les animaux gavés de nourriture et soumis à une température élevée (20° environ), ou simplement, dans les conditions normales chez les individus âgés. On voit apparaître, soit au milieu du corps (fig. A. 1), soit latéralement, (fig. 5. B. 1) une déchirure : le jour suivant, l'encoche s'est beaucoup élargie (fig. 5. A. 2. et 5. B. 2) ; les bords sont en général entourés d'une ligne foncée de pigment ; bientôt les deux parties, antérieure et postérieure, ne sont plus réunies que par un ou deux filaments très déliés (fig. 5. A. 3 et 5. B. 3). Enfin, au bout de deux ou trois jours, les deux parties sont complètement séparées (fig. 5. A. 4 et 5. B. 4). Les fragments qui résultent de cette division (et spécialement les fragments postérieurs) dégénèrent très souvent, ou quand ils subsistent, ils régénèrent mal ou incomplètement.

Ces processus de nature pathologique ont induit en erreur nombre d'auteurs qui ont confondu ces fragmentations ou décompositions lentes et progressives avec les phénomènes de scission normale qui sont, comme nous l'avons vu, bien différents. C'est ainsi que les soi-disant phénomènes de division décrits par VOIGT (1894 a, p. 774) pour *Pl. alpina*, par VOLZ (1900, p. 69) pour *Pol. cornuta*, par STEINMANN (1616) pour *Pl. alpina* et *Pl. gonocephala* sont certainement des fragmentations plus ou moins

pathologiques analogues à celles que j'ai signalées plus haut. Cette fragmentation est, en général, suivie d'une décomposition des fragments; elle ne constitue donc pas un processus de reproduction.

J'ai tenu à insister sur ces processus, car ils sont la source d'une confusion que je crois fâcheuse; et il m'a paru utile de relever une erreur que l'on trouve développée dans un traité de zoologie des plus classiques et des plus répandus, comme l'est le « *Bronn's Thierreich* ».

5. Niveau du plan de scission.

Le niveau du plan de scission n'est pas strictement déterminé; la déchirure se produit au hasard entre les deux parties, antérieure et postérieure.

Mes observations se rapportent principalement à *Pol. cornuta*. Le point de déchirure peut avoir lieu en arrière de la bouche (fig. 6. 1 et 2); le fragment postérieur est alors triangulaire et très petit; la plus grande disproportion que j'ai constatée entre les deux fragments se rapporte à l'individu 3. 1 (= n° 347) qui, à la douzième scission, a donné un fragment postérieur de 0 mm. 5 alors que la souche mesurait 9 mm.; le rapport des deux parties était donc de 1/18. Cet individu a été représenté dans la figure 6. 1.

D'ordinaire le plan de scission passe par le milieu de la cavité pharyngienne (fig. 6. 3); le fragment postérieur contient alors la bouche et une partie de la poche pharyngienne. C'est le cas le plus fréquent.

Enfin, le plan de division peut passer en avant de la base du pharynx (fig. 6. 4) et c'est alors le fragment postérieur qui contient le pharynx⁽¹⁾; dans ce cas les deux fragments sont alors à peu près de même taille; parfois même le morceau postérieur est plus grand que la partie antérieure (fig. 6. 4).

Chez *Pl. alpina*, les fragments postérieurs sont générale-

(1) Contrairement à BARDEEN (1901, p. 34) et à KORSCHULT (1907, p. 93), et d'accord avec STEINMANN (1916), je n'ai jamais vu l'autotomie de l'ancien pharynx dans le fragment postérieur et son remplacement par un organe plus petit; j'ai toujours vu l'ancien subsister.

ment plus petits que chez *Pol. cornuta* : le plan de scission est d'ordinaire postbuccal ; il peut cependant passer parfois par le milieu de la cavité pharyngienne. Je n'ai jamais observé de scission prépharyngienne chez cette espèce.

Chez *Pl. subtentaculata*, DRAPARNAUD signale que le plan de scission est prébuccal ; DUGÈS (1828, p. 169) dit que « c'est toujours derrière le pore alimentaire que se décide le partage ».

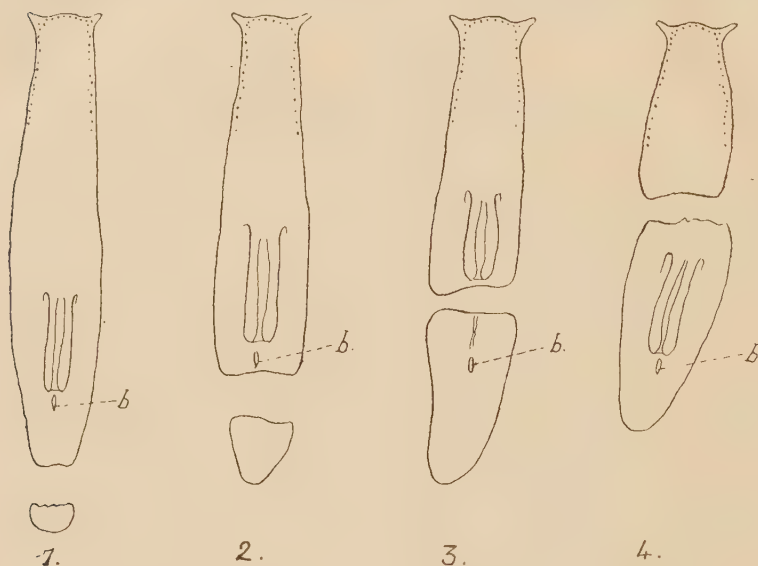


Fig. 6. — Plans de scission de *Pol. cornuta*.

1. Cas extrême ; rapport des deux parties : $\frac{1}{18}$. n° 347. *b.* bouche.

2. Coupure postbuccale.

3. Coupure passant par le milieu de la cavité pharyngienne.

4. Coupure passant en avant de la base du pharynx. Rapport

des deux parties : $> \frac{1}{4}$. n° 346.

L. LOBETTI-BODONI (1918, pp. 9-10) a constaté des divisions post et prépharyngiennes. D'après mes observations, le niveau du plan de scission est assez variable ; la séparation a lieu soit en avant, soit en arrière de la bouche ; dans deux cas, j'ai même observé une scission en avant de la base du pharynx.

Pour *Pl. vitta*, VEJDovsky figure (1895, pl. X, fig. 56) un plan

de scission postpharyngien ; STEINMANN (1916, p. 3255) décrit également une scission postpharyngienne ; tous les animaux que j'ai observés se sont coupés aussi en arrière de la bouche ; seul, BORNHAUSER (1912, p. 17, en note) signale que la scission est prépharyngienne.

La conclusion qui ressort de cette étude est que le niveau du plan de scission est très variable : il passe tantôt en avant, tantôt en arrière, tantôt au milieu de la cavité pharyngienne ; les rapports de taille entre les deux fragments sont très différents suivant les cas, ainsi que je l'ai montré pour *Pol. cornuta*. J'ai cherché à préciser, pour cette espèce, le déterminisme du niveau de scission, et, en particulier, à établir le déterminisme des scissions prépharyngiennes. Cette question est difficile ; la division des Planaires est, en effet, comme nous le remarquerons encore maintes fois, un phénomène encore mal fixé et capricieux, très variable d'allure, et s'il n'est plus une simple autotomie, ce n'est pas encore un phénomène de reproduction rigoureusement déterminé. C'est pour cela qu'il est impossible de rendre compte de ces phénomènes à l'aide de quelques lois précises et rigides. D'une scission à l'autre, le niveau de scission peut être très variable ; c'est ainsi que dans l'une de mes cultures, un animal classé comme n° 17, se coupe pour la onzième fois, le 20 septembre ; le fragment postérieur est tout petit et ne mesure que 0 mm. 5, alors que la souche a 6 mm. de long (rapport des fragments : 1/12). Le 26 septembre, le même animal se recoupe pour la douzième fois, et en avant du pharynx, de telle sorte que les deux fragments sont à peu près égaux (rapport des fragments : 1/1). Cet exemple fera comprendre l'impossibilité de formuler, dans l'étude des processus de scissiparité, des conclusions rigoureuses ; on doit se contenter d'indiquer les grandes lignes, l'allure générale du phénomène, sans chercher à rendre compte de toutes exceptions que présentent les lois les mieux établies.

Ceci dit, examinons les résultats généraux que l'on peut, néanmoins, mettre en évidence. Si l'on examine le tableau ci-contre (tableau I), où ont été enregistrées les scissions de plusieurs cultures pendant plus d'une année, on constate que, *proportionnellement*, les scissions prépharyngiennes sont beaucoup plus fréquentes en été qu'en hiver ; c'est ainsi que le pourcen-

Tableau I

Mois	Température moyenne	Nombre total de scissions	Nombre de scissions pré- pharyngiennes	0/0
1920 Mars	—	14	0	0
Avril	—	15	0	0
Mai	—	13	1	7
Juin	16,3	24	7	29
Juillet	17,3	23	4	17
Août	13,7	20	1	5
Septembre	12,6	15	1	6
Octobre	12,3	15	2	13
Novembre	10,1	14	1	6
Décembre	8,7	3	0	0
1921 Janvier	11,3	11	0	0
Février	9,4	7	0	0
Mars	10,6	8	2	25
Avril	11,25	16	2	12,5
Mai	14,1	28	6	15,7
Juin	16,2	29	14	48
Juillet	18,1	20	8	40
Août	14,5	13	7	53

tage des scissions prépharyngiennes tombe à 0 en hiver, tandis qu'il dépasse 50 0/0 en août 1921. Voici, je crois, l'explication que l'on peut donner de ce fait : nous verrons, dans un paragraphe ultérieur, que la température accélère le rythme de la scission de façon bien plus considérable qu'elle n'active les processus de régénération. Il en résulte que l'intervalle d'une scission à la suivante est, de façon générale, très raccourci et ne permet plus la régénération complète de l'individu ; le plan de scission gagne ainsi proportionnellement de plus en plus vers la région antérieure et finit par passer en avant de la base du pharynx. La scission prépharyngienne doit être considérée comme une conséquence de l'accélération du rythme de la division.

VOIGT (1894 a, p. 749-750) avait déjà noté que dans les périodes de division active, le plan de scission, au lieu d'être situé en arrière de la bouche, passait en avant.

Les observations moins poussées que j'ai faites sur *Pl. subtenaculata* conduiraient à des conclusions semblables.

6. Taille des individus se divisant

La taille des individus se multipliant par division est fort variable. Les individus scissipares, étant asexués, sont, en général, de petite taille. Chez *Pol. cornuta* que j'ai spécialement étudié ⁽¹⁾, la taille minima que j'ai observée est 2 mm. ♂ (souche : 2 mm ; fragment : 0 mm. ♂ ; observé dans deux cas). Au delà de 9 à 10 mm., les animaux ne se divisent plus ; ils deviennent, d'ailleurs, généralement sexués quand ils ont atteint cette taille.

Comme l'a déjà remarqué VOIGT (1900), les animaux qui se coupent activement sont en général de très petite taille ; les cultures d'été où les scissions sont très fréquentes et les individus de petite dimension, contrastent fortement avec les cultures d'hiver, où les divisions sont rares et les individus de grande taille. C'est là un exemple qui illustre de façon remarquable la théorie de SPENCER sur l'antagonisme entre la croissance et la genèse agamique.

(1) La dimension des sexués varie entre 12 et 18 mm.

7. Intervalles d'une scission à l'autre

La scission des Planaires paludicoles n'est plus une simple autotomie, provoquée par un excitant extérieur. C'est un phénomène spontané qui, comme beaucoup d'autres phénomènes vitaux, se reproduit de façon rythmique et périodique. Mais ici, la périodicité n'est pas encore établie de façon régulière et varie dans des limites très étendues. La multiplication scissipare des Paludicoles constitue un stade de passage entre l'autotomie simple et un mode normal de reproduction asexuée.

J'ai spécialement étudié à ce point de vue *Pol. cornuta*. Sur le grand tableau (tableau II) qui résume la généalogie de la culture issue de l'individu n° 3, on peut se rendre compte combien les intervalles d'une scission à l'autre sont variables. Cependant, il existe toujours un certain intervalle entre une scission et la suivante, et un animal qui vient de se diviser ne se recoupe jamais que quelques jours plus tard. L'intervalle d'une scission à l'autre dépend, comme nous le verrons plus loin, de la température. J'ai observé, comme minimum de durée entre une scission et une autre, un intervalle de trois jours (observé dans deux cas); le maximum observé est de 77 jours (n° 5. VIII. 1, du 24 janvier au 11 avril). La moyenne varie entre 1 et 4 semaines.

Chez *Pl. alpina*, les conditions sont les mêmes; mais les scissions sont moins fréquentes que chez *Pol. cornuta*, et les intervalles d'une division à la suivante sont plus considérables; la moyenne est un mois environ, et les limites extrêmes observées, 4 et 59 jours.

8. La nature du processus de scission chez les Planaires. Autotomie ou formation de zoïdes.

DALYELL (1814, p. 52) avait déjà noté que la scission de *Pol. cornuta* se produisait sans qu'il y ait auparavant aucune modification préalable de l'organisme. CURTIS (1902, p. 522) qui a fait une étude histologique soignée du processus de scission chez *Pl. maculata* dit : « The examination of a large number of

whole worms at the season when the fission is at its height did not show any with signs of new organs developing as a forerunner of fission. Serial sections of tail pieces killed soon after the division also show no trace of the new pharynx, or brain, nor any change in the gut. » L. LOBETTI-BODONI, pour *Pl. subtentaculata* fait des remarques analogues (1918, p. 10) : « La scissione in questi esemplari non é mai preceduta dalla comparsa di un solco trasversale o da processi preparatori dei vari organi, interni od esterni, quali li osservo ZACHARIAS negli esemplari della Slesia. Ho potuto assicuramene esaminando sotto il microscopio parecchi esemplari, che avevo ucciso mentre presentavano i segni di una prossima scissione. »

Pour ces auteurs, il n'y a donc aucune modification qui précède la scission. CHILD, au contraire, dans ses importants travaux sur la reproduction asexuée des Planaires (1906 ; 1910 a) a soutenu une opinion tout autre. Ayant tout d'abord fait porter ses recherches sur les *Stenostomum*, il a voulu retrouver chez les Triclares qu'il a pris ensuite comme sujets d'études, le même mode de scission et de bourgeonnement que chez les Rhabdocèles ; c'est ainsi qu'il décrit, chez les Paludicoles, une série de zoïdes arrivant à former, chez les exemplaires de grande taille, une chaîne de quatre individus. Il reconnaît que chez *Pl. maculata*, *dorotocephala* et *velata*, il n'existe aucune modification anatomique qui permette de distinguer les différents zoïdes, mais, par toute une série de procédés variés, il a cru pouvoir mettre en évidence une différenciation physiologique entre les zoïdes successifs. Il m'est impossible d'entrer dans la discussion détaillée ⁽¹⁾ des méthodes employées par CHILD pour démontrer l'existence de multiples zoïdes : régénération (1906, 1910 a, 1911), méthode des anesthésiques (1910 b), méthode au cyanure (1913 a, 1914 b), etc. Je renvoie pour les détails aux mémoires originaux de l'auteur ; d'ailleurs, toutes ces expériences n'entraînent guère la conviction ; il semble que l'opinion de CHILD soit faite d'avance et que toutes les expériences n'en sont que des vérifications *a posteriori*.

Il faut examiner maintenant comment mes expériences per-

(1) STEVENS (1907, p. 362) et STEINMANN (1916) ont déjà critiqué les résultats de CHILD, pour le cas spécial des Planaires.

mettent de faire le partage entre ces deux opinions différentes : simple autotomie sans aucune modification préalable, ou, au contraire, formation de zoïdes nettement délimités. Je crois qu'il y a lieu d'étudier séparément le côté morphologique puis le côté physiologique de la question.

a) *Point de vue morphologique.* — Mes observations s'accordent avec celles de tous les auteurs qui ont étudié histologiquement la scission des Paludicoles ; il n'y a, chez les Triclades (en exceptant toujours le cas de *Pl. fissipara* et *Pl. paramensis*), aucune modification anatomique ou histologique précédant la scission. C'est ce que démontre l'étude des coupes séries de fragments fixés aussitôt après la scission. La division résulte, comme je l'ai décrit plus haut, d'une déchirure qui se produit *au hasard* entre la partie antérieure et la partie postérieure, dans la région d'étirement ; il n'y a aucune zone strictement prédéterminée, et le niveau du plan de scission est des plus variables. D'ailleurs, si l'on dérange un animal présentant la position de scission, il reprend sa forme normale et plus rien ne trahit cette tentative avortée.

La division résulte d'un simple *arrachement mécanique* ; elle n'a pas besoin, pour se produire, d'aucune zone de moindre résistance préformée à l'avance. Il est assez suggestif, je crois, de rapprocher ces processus de division, du comportement des Planaires bi- ou tricéphales. Il est relativement facile d'obtenir de telles monstruosité ; il suffit de pratiquer une incision longitudinale dans la région antérieure et d'empêcher le rapprochement des deux lèvres de la blessure. Les anciens naturalistes, DALYELL et JOHNSON en particulier, avaient déjà obtenu des planaires bicéphales ; les formes doubles ont fait, de la part des biologistes modernes, l'objet d'un grand nombre de recherches, parmi lesquelles il faut citer, tout spécialement, celles de VAN DUYNÉ (1896), de VOIGT (1899), de MORGAN (1901 b), de SEKERA (1906), de STEVENS (1909), de STEINMANN (1909-1910), etc. Ces expérimentateurs ont constaté qu'une incision suffisamment profonde est toujours suivie d'autotomie, et d'un arrachement isolant les deux parties l'une de l'autre.

Mes expériences confirment ces résultats : je décrirai avec détail seulement l'une d'elles, les autres reproduisant, à quelques variantes près, les mêmes particularités. Le 31 janvier,

je fais des incisions longitudinales dans plusieurs *Pol. cornuta* asexués. La plupart des animaux, trop profondément incisés, se séparent, les jours suivants, en deux moitiés. Cependant l'un d'eux ne se divise pas et régénère deux têtes; en voulant approfondir l'incision entre les deux têtes, je fais un faux mouvement et ne réussis qu'à pratiquer une encoche dans la tête droite. A la suite de cette nouvelle blessure, il se forme une troisième petite tête. Le 4 mars, l'animal devenu tricéphale

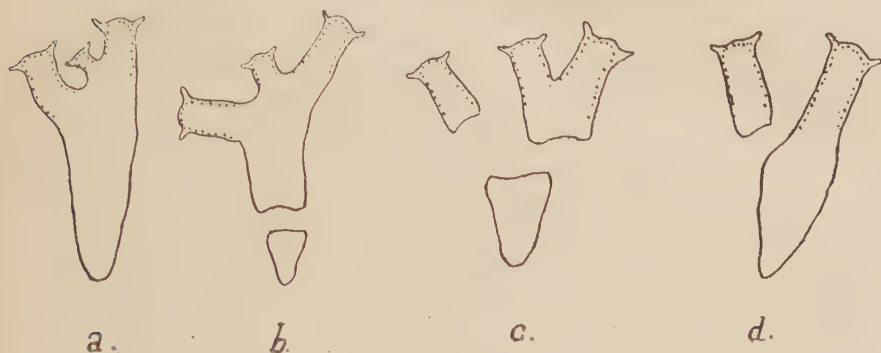


Fig. 7. — Comportement d'une Planaire (*Pol. cornuta*) tricéphale.

présente l'aspect représenté sur la figure 7 *a*. Le 13 mars, cet individu se coupe normalement (fig. 7 *b*). Le 26 avril, il se recoupe, mais lors de la scission, l'une des têtes se détache (fig. 7 *c*). L'animal redevenu bicéphale se recoupe enfin le 5 mai, et se sépare en deux moitiés (fig. 7 *d*) qui redonnent, chacune, une Planaire normale.

Tous les animaux rendus polycéphales se sont ainsi coupés tôt ou tard, et ont redonné des Planaires normales. Dans ce cas, la division est évidemment le résultat d'un simple arrachement mécanique; elle est due à la traction exercée par les deux têtes qui se dirigent en sens inverses. Il ne peut être ici question de zone de scission préétablie puisque la coupure se produit dans la partie médiane commune de l'individu primitif. Il en est, je crois, exactement de même dans les processus de division normale; la scission résulte de l'arrachement survenu entre les deux parties, antérieure et postérieure, sans qu'il y ait dans la région médiane aucune zone de moindre résistance.

La question, du point de vue morphologique, me semble donc résolue : il n'y a aucune disposition ou modification qui précède la scission.

b) *Point de vue physiologique.* — S'il n'y a aucune disposition morphologique précédant la scission n'y a-t-il pas quelque modification physiologique qui prélude à l'acte de la scission ?

Nous avons vu, dans un paragraphe précédent, que la scission est un phénomène rythmique et périodique ; un certain intervalle sépare toujours une division de la suivante. Envisagée sous cet angle, la question se présente de tout autre façon ; la scission est précédée d'une certaine période de préparation ; c'est pendant cette période que s'établit l'autonomie et l'individualité de la région postérieure.

Cette conclusion n'autorise cependant nullement à accepter intégralement la théorie de ЧИЛД. Si les Tricladés présentaient une série de zoïdes bien délimités, le niveau du plan de scission serait rigoureusement déterminé, et non pas essentiellement variable, comme il l'est en réalité ; s'il s'agissait d'un bourgeonnement de zoïdes, analogue à celui des Rhabdocœles et des Oligochètes, on assisterait à un phénomène très régulier, lié à une croissance continue, alors que la scission des Planaires est un processus tout à fait irrégulier, survenant à des intervalles extrêmement différents. Enfin, nous verrons plus loin, que la température agit de façon très dissemblable sur les processus de croissance et de scission, et décèle, par là, la nature différente de ces deux phénomènes.

En résumé, on doit admettre que la division des Planaires est précédée d'une série de processus qui assurent l'autonomie et l'individualité de la région postérieure, mais qui sont fort différents d'un bourgeonnement régulier de zoïdes ; cette autonomie n'intéresse d'ailleurs pas une partie strictement déterminée, mais une région aux limites vagues et imprécises ⁽¹⁾ ; c'est un peu au hasard que se produit l'arrachement entre les deux parties, antérieure et postérieure.

(1) ЧИЛД, dans son premier travail (1906, p. 422) dit que « this condition — propriétés spéciales de la région postérieure — is not sharply centralized or localized in the region, but extends more or less completely throughout its length » ; cette manière d'envisager la question me paraît beaucoup plus juste que l'opinion intransigeante soutenue par l'auteur dans ses derniers travaux.

Nous assistons dans la division des Triclares, à la transition entre un phénomène d'autotomie accidentel, et un mode de reproduction normal ; c'est ce qui rend très délicate l'étude de ce processus encore mal fixé et par suite irrégulier et peu précis.

9. Action des facteurs externes sur la scission.

1) *Température*

On a signalé, à plusieurs reprises, que l'élévation de température accélère la scission, mais cette action n'avait fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude précise.

Cette étude est, en effet, difficile : la scission étant, comme nous l'avons vu, un phénomène tout à fait irrégulier, l'observation d'un seul individu ne peut conduire à aucun résultat. Il est nécessaire pour dégager les lois générales, d'opérer sur des séries considérables et pendant une période relativement longue ; c'est le seul moyen d'éliminer, partiellement tout au moins, les innombrables fluctuations de détail.

Mes observations se rapportent principalement à une longue culture de *Pol. cornuta*, suivie pendant 13 générations, du 10 janvier 1920 au 31 août 1921 (c'est-à-dire pendant 18 mois environ) ; le tableau II donne la généalogie de cette culture. On remarquera qu'elle est issue d'un fragment unique ; le patrimoine héréditaire était donc aussi semblable que possible dans tous les individus. Pendant un an, d'août 1920 à août 1921, la température a été notée chaque jour ; comme cette culture était soumise, suivant les saisons, à des conditions assez diverses, les résultats sont également variés ; ils ont été consignés dans le tableau III (les deux dernières colonnes du tableau se rapportent à une question qui sera étudiée ultérieurement). Ce tableau a permis d'établir la courbe représentée dans la fig. 8.

Cette courbe montre que le rythme de la scission s'accélère avec l'élévation de température jusqu'à un maximum qui se place entre 14 et 15°. Au delà, la courbe descend très brusquement, et à 20°, toute division cesse, et les individus pré-

sentent des altérations pathologiques. Quand la température baisse, le rythme de la scission se ralentit; je n'ai jamais

Tableau III.

Mois	Température moyenne	Nombre d'indi- vidus de la culture	Nombre de scis- sions	Pour- centage de scis- sions	Nombre d'indi- vidus deven- ant sexués	Pour- centage d'indi- vidus deven- ant sexués
1920 Août	13,7	13	13	100	0	0
Septembre	12,6	15	13	86	0	0
Octobre	12,3	17	14	82	1	6
Novembre	10,1	19	13	68	0	0
Décembre	8,7	19	3	15	3	15
1921 Janvier	11,3	15	11	72	2	12
Février	9,4	14	7	50	3	21
Mars	10,6	14	10	71	0	0
Avril	11,25	18	14	77	0	0
Mai	14,1	18	28	155	1	5,5
Juin	16,2	17	29	170	0	0
Juillet	18,1	16	20	125	0	0
Août	14,5	6	13	217	0	0

observé, pour *Pol. cornuta*, de scission au-dessous de 8°.

En somme, cette courbe ressemble à celles qui ont été éta-

blies pour traduire le rapport entre la température et différents phénomènes physiologiques ; au-dessous d'une certaine température, les processus sont arrêtés ; au delà, ils s'accroissent avec l'élévation de température, atteignent un maximum, puis la courbe redescend brusquement jusqu'au moment où elle atteint la température mortelle pour l'espèce.

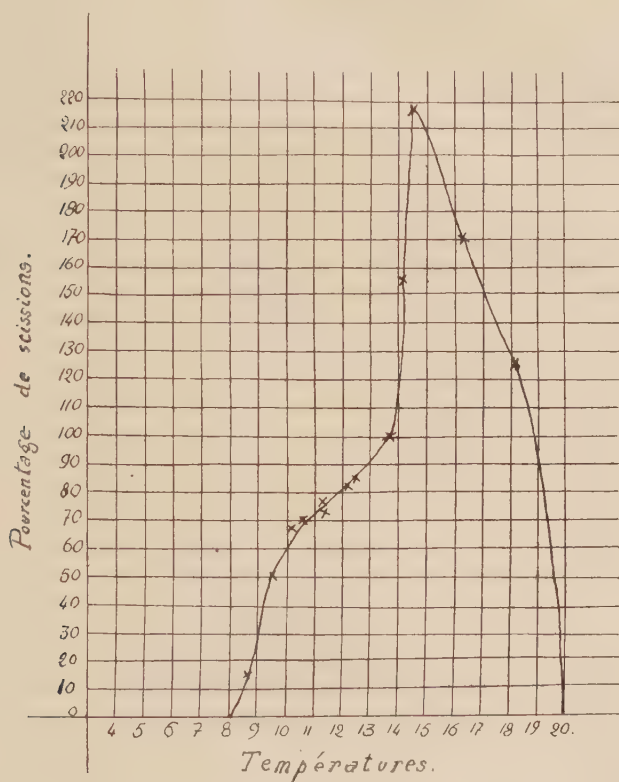


Fig. 8. — Courbe traduisant l'action de la température sur la scission.

Mais un autre point doit nous arrêter dans l'examen de cette courbe : sa marche ascendante est extrêmement rapide. On a appliqué aux organismes la loi que VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS avaient établie pour les réactions chimiques ; elle indique que, pour toute élévation de température de 10° , la vitesse d'une réaction devient environ double ou triple. LOEB donne comme moyenne, pour le développement des organismes, le chiffre

de 2,8 qui représente l'augmentation de la vitesse de croissance pour une élévation de 10° (ce que l'on désigne en général par Q_{10}). Cette loi a été appliquée aux phénomènes les plus divers : battements du cœur, conduction des nerfs, phénomènes de locomotion, développement des œufs, croissance, régénération, etc.



Fig. 9. — Courbe traduisant l'action de la température sur la régénération.

J'ai moi-même repris l'étude de la régénération du pharynx chez *Pol. cornuta*, en fonction de la température. Mes expériences sont résumées dans le tableau IV et dans la courbe de la figure 9. Elles confirment ce que d'autres biologistes avaient établi pour des organismes différents. Si l'on calcule le coefficient d'augmentation de la vitesse de régénération par 10° , à l'aide de la formule :

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

on trouve qu'entre 13°26 et 18°6, $Q_{10} = 2,83$, chiffre presque identique au nombre 2,8 indiqué par LÖEB comme moyenne pour l'augmentation de croissance en fonction de la température.

Ceci dit, si l'on examine la courbe représentant l'augmentation du nombre de scissions en fonction de la température, on

Tableau IV

Numéro de l'expérience	Température moyenne	Nombre d'individus	Rapport : $\frac{\text{pharynx}}{\text{corps}}$ ramené en 0/0	Moyenne
37. 1.	18,6	6	17,9 — 30,0 — 29,6 30,0 — 27,0 — 23,6	26,35
37. 2.	14,3	8	20,4 — 24,6 — 18,2 — 20,5 16,5 — 18,5 — 20,0 — 14,0	18,7
37. 3.	14	3	17,8 — 16,5 — 17,0	17,4
37. 4.	13,26	10	11,7 — 17,6 — 12,6 — 16,0 — 13,2 16,0 — 11,7 — 17,6 — 19,4 — 14,2	15
37. 5.	15,57	6	19,7 — 16,6 — 18,7 20,3 — 19,2 — 19,2	19

ne pourra manquer d'être frappé de la façon dont elle monte rapidement au voisinage de l'optimum. Et si l'on calcule le Q_{10} entre 13°7 et 14°5 (optimum) on le trouve égal à 26,3, c'est-à-dire dix fois plus grand que le chiffre précédemment obtenu pour la régénération.

L'élévation de température accélère donc de façon très différente la scission et la régénération. Ces observations nous permettent de comprendre, comment, ainsi que nous l'avons exposé plus haut (p. 383), l'élévation de température augmente le pourcentage des scissions prépharyngiennes. Elles nous montrent aussi que la régénération et la scission sont des phénomènes de

nature très différente : cette conclusion vient encore renforcer les critiques que j'avais formulées plus haut au sujet de la théorie de CHILD ; la scission des Planaires ne saurait être la simple conséquence de phénomènes de croissance et ne peut résulter, par conséquent, de la différenciation de zoïdes successifs. Ces deux phénomènes diffèrent, d'ailleurs, non seule-

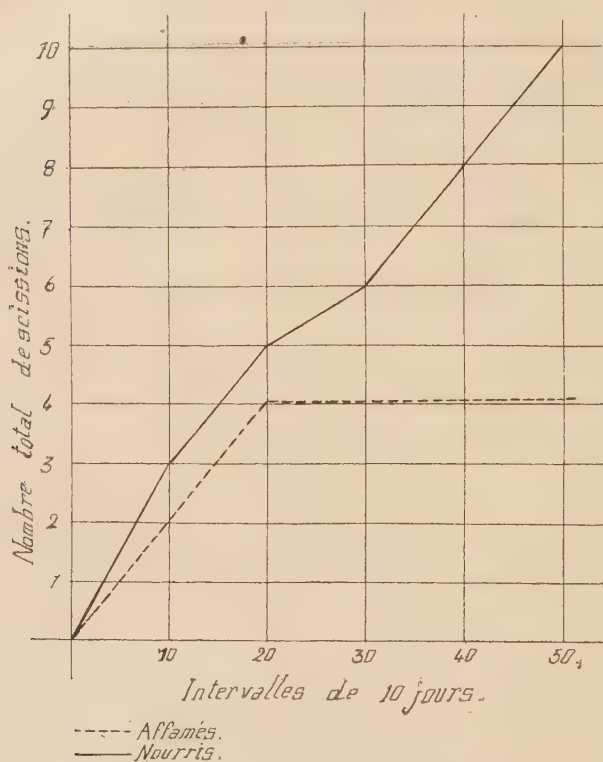


Fig. 10. — Courbe traduisant l'action de la faim sur la scission.

ment par l'allure générale de la courbe d'accélération en fonction de la température, mais encore par beaucoup d'autres points : le minimum de température auquel se produit la scission est, comme nous l'avons vu, de 8° , alors que les processus de régénération se continuent jusqu'à $3-4^{\circ}$ environ. L'optimum de température pour la scission se place entre 14 et 15° ; il paraît être de 18° environ pour la régénération. Ces deux phénomènes ne sont donc nullement assimilables.

Les chiffres précédents ne valent que pour *Pol. cornuta*. Ils varient avec chaque espèce. C'est ainsi que *Pl. subtentaculata*, espèce méditerranéenne, ne se coupe pas au-dessous de 14°; j'ai conservé une collection d'individus pendant plusieurs mois, à une température inférieure à 14°, sans observer aucune scission. L'optimum que des observations en nombre insuffisant ne me permettent pas de préciser, se place certainement au-dessus de 20°.

2. Nourriture

Si l'excès de nourriture n'accélère pas la fréquence des scissions, l'inanition, par contre, arrête toute multiplication.

C'est ce que montre l'expérience 20, résumée par le graphique ci-contre (fig. 10). Vingt *Pol. cornuta*, asexués, provenant des environs de Paris, sont répartis en deux lots : dix sont nourris, et dix conservés dans un bocal, sans aucune nourriture. Pendant les trois premières semaines, le nombre de scissions est à peu près le même dans les deux cultures. Mais, à partir de ce moment, les individus affamés cessent complètement de se diviser, tandis que les exemplaires alimentés continuent à se couper comme précédemment (assez lentement, d'ailleurs, car la température, lors de cette expérience, était relativement basse).

L'inanition suspend donc la reproduction scissipare.

10. Le mécanisme de la scission.

Expériences de décapitation.

1. La méthode de décapitation

Nous avons étudié jusqu'ici le processus de scission lui-même et ses différentes modalités. Le phénomène étant connu, il faut rechercher s'il est possible de le provoquer expérimentalement. Jusqu'ici, CHILD est le seul auteur qui se soit attaqué à ce difficile problème. Si plusieurs points de l'œuvre du zoologiste américain sont passibles de sérieuses critiques, on doit reconnaître néanmoins qu'il est le seul biologiste qui se soit efforcé d'abor-

der la question de façon vraiment sérieuse et par la voie expérimentale.

Pour CHILD (1910 *a*; 1912; 1915), la scission des Planaires résulterait de l'isolement physiologique du second zoïde (nous avons rappelé plus haut que, pour CHILD, les Planaires scissipares sont formés d'une chaîne de zoïdes comprenant de 2 à 4 individus). Dans les conditions normales, le zoïde antérieur commande le zoïde postérieur et le tient sous sa dépendance; mais lorsque le zoïde postérieur a atteint une taille déterminée, il acquiert une certaine autonomie et tend à se libérer de la tutelle du premier zoïde; les deux parties finissent par réagir indépendamment, ce qui est la cause de l'arrachement se produisant entre les deux régions.

On peut accepter, dans son ensemble, la théorie de CHILD, quitte, bien entendu, à ne pas tenir compte de l'hypothèse, tout à fait inutile d'ailleurs ici, de l'existence de plusieurs zoïdes; cette hypothèse comme nous l'avons vu, ne s'accorde pas avec l'ensemble des faits observés. Le processus de scission est le résultat des réactions autonomes et indépendantes des deux parties, antérieure et postérieure; il reconnaît pour origine la disparition des corrélations normales entre ces deux parties. Cette conception n'est, d'ailleurs, pas à proprement parler, une hypothèse; ce n'est que l'interprétation rigoureuse du phénomène de scission tel que nous l'avons décrit précédemment.

On peut réaliser une expérience qui imite les modalités de l'isolement physiologique. Si l'on sectionne profondément une Planaire par une incision transversale, mais tout en laissant subsister un pont reliant les deux moitiés, on constate que les deux parties réagissent indépendamment: la partie antérieure rampe normalement, tandis que la partie postérieure se fixe au substratum; si l'échancrure est assez profonde, il se produit presque toujours un arrachement entre les deux parties. Cet isolement physique est, en somme, comparable à l'isolement physiologique qui provoque le processus normal de scission.

Si la division des Planaires reconnaît pour cause un manque de corrélations entre les différentes parties de l'animal, il suffira, pour provoquer le phénomène, de supprimer le système de commande, c'est-à-dire la tête et les ganglions cérébroïdes; on obtient ce résultat par la *décapitation*.

C'est à CHILD (1910 *a*) que revient le mérite d'avoir découvert cette élégante méthode; il a opéré sur *Pl. dorotocephala*, et les résultats de ses expériences paraissent très concluants ⁽¹⁾.

CHILD a fort bien vu la façon dont agissait la décapitation (1910 *a*, p. 167) : « Fission never occurs immediately after the operation and at ordinary room temperatures usually not for several days. With higher temperatures it occurs somewhat earlier, with lower somewhat later. It is in no sense the result of shock connected with the operation. As a matter of fact, its occurrence is determined by the stage of development of the new head which forms in place of that removed. Fission never occurs until this head has attained a stage of development sufficient to permit of active, well coordinated and sustained locomotion; that this must be the case is evident from the preceding description of the act of fission. Moreover, unless food is given, fission never occurs after the new head, i. e. the nervous system, has attained a certain later stage of development in which it controls the reactions of the posterior region more completely. In short, fission may occur during a certain period, beginning when the new head is so far advanced to control fully the reactions of the posterior region, and ending when the new head has attained the later stage which permits more complete subordination of the posterior region. »

Je ne peux que confirmer ces observations; et c'est en cela, d'ailleurs, que réside le point faible de la méthode. Chez certaines espèces, et en particulier chez *Pol. cornuta*, l'intervalle qui sépare le moment où la régénération est suffisante pour permettre à l'animal de ramper normalement, et celui où la régénération de la tête est complètement achevée, est fort court; et c'est seulement dans ce petit intervalle que la décapitation peut influencer sur la fréquence des scissions; comme, d'autre part, la scission est fréquente chez cette espèce et que les témoins se coupent activement, les résultats qui ressortent de la compa-

(1) Si l'effet de la décapitation paraît réel, l'action des autres facteurs invoqués par CHILD semble beaucoup plus douteuse; on a l'impression que les résultats des expériences, quelle que soit leur nature, vérifient toujours la théorie: si l'on nourrit l'animal, la taille augmente, le deuxième zoïde s'accroît, et la scission se produit; si, au contraire, on affame le sujet, le premier zoïde étant plus sensible que le second, s'affaiblit aussi plus rapidement, ce qui provoque la scission. Cette théorie qui interprète ainsi, avec une égale facilité, les résultats les plus opposés, ne peut manquer d'entraîner un certain scepticisme.

raison entre individus décapités et animaux intacts sont souvent peu suggestifs.

Les résultats obtenus varient suivant les espèces. Nous allons les passer successivement en revue.

2. *Polycelis cornuta*

J'ai fait une dizaine d'expériences portant sur un total de près de 200 individus. Comme je viens de le dire, les résultats obtenus avec cette espèce sont peu nets, et, en général, les

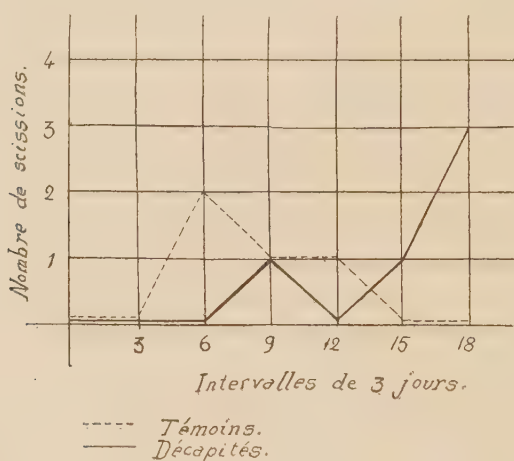


Fig. 11. — Expérience de décapitation sur *Pol. cornuta*. Exp. 6. 3.

témoins se coupent tout autant que les décapités. Cependant, l'abondance des positions de scission chez les décapités s'opposant à leur rareté chez les témoins, semble indiquer que la décapitation déclenche le réflexe de la scission, mais que des facteurs accessoires (apathie générale et lenteur des mouvements dues à la décapitation) empêchent l'achèvement du processus.

Il m'est impossible de donner le détail de toutes les expériences entreprises, ce qui entraînerait des répétitions fastidieuses. Je résume seulement, pour deux séries, les notes de mon cahier d'expériences.

Expérience 6. 3. — 19 août 1920. — 20 individus asexués de *Pol. cornuta* sont triés dans une récolte faite aux environs de Pontarlier, et choisis de tailles à peu près égales; 10 sont décapités et 10 conservés comme témoins,

22 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : J'assiste à une position de scission, mais elle ne s'achève pas.

23 août. — *Décapités* : 2 positions de scission qui ne s'achèvent pas.

24 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

25 août. — *Décapités* : plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

26 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : J'assiste à une position de scission qui s'achève et sépare les deux moitiés de l'individu.

27 août. — *Décapités* : positions de scission qui ne s'achèvent pas.

28 août. — *Décapités* : id. id.

29 août. — *Témoins* : 1 scission.

31 août. — *Décapités* : positions de scission très nettes mais qui ne s'achèvent pas.

1^{er} septembre. — *Décapités* : Un animal se coupe; d'autres présentent des positions de scission, mais elles ne s'achèvent pas.

2 septembre. — *Décapités* : Les individus commencent à avancer normalement. J'observe quelques positions de scission.

3 septembre. — *Décapités* : Un individu coupé. De plus j'assiste à la scission d'un autre individu.

4 septembre. — *Décapités* : Positions de scission qui ne s'achèvent pas.

5 septembre. — *Décapités* : J'assiste à une scission.

6 septembre. — La régénération des têtes des décapités étant terminée, je clos l'expérience.

Si l'on traduit cette expérience par un graphique, l'on obtient les courbes représentées figure 11. Les résultats sont, en somme, assez peu nets, quoique les décapités semblent présenter une recrudescence de scissions entre 15 et 18 jours après l'opération. Mais si les résultats bruts ne sont pas très convaincants, le fait que les positions de scission sont très fréquentes chez les décapités et se déclenchent comme des réflexes dès que l'on stimule l'animal, indique l'influence indéniable de l'opération; seules des conditions accessoires et secondaires empêchent l'achèvement des scissions.

Expérience 6. 4. — 13 septembre 1920. — Je récolte aux environs de Pontarlier des *Pol. cornuta* asexués et les nourris.

14 septembre. — Je choisis 20 individus, de tailles à peu près égales; 10 sont décapités et 10 gardés comme témoins.

17 septembre. — *Décapités* : J'observe une position de scission qui ne s'achève pas.

18 septembre. — *Témoins* : 2 scissions.

19 septembre. — *Décapités* : Une position de scission bien nette, mais qui ne s'achève pas.

20 septembre. — *Témoins* : 2 scissions.

Décapités : Quelques positions de scission qui ne s'achèvent pas.

21 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

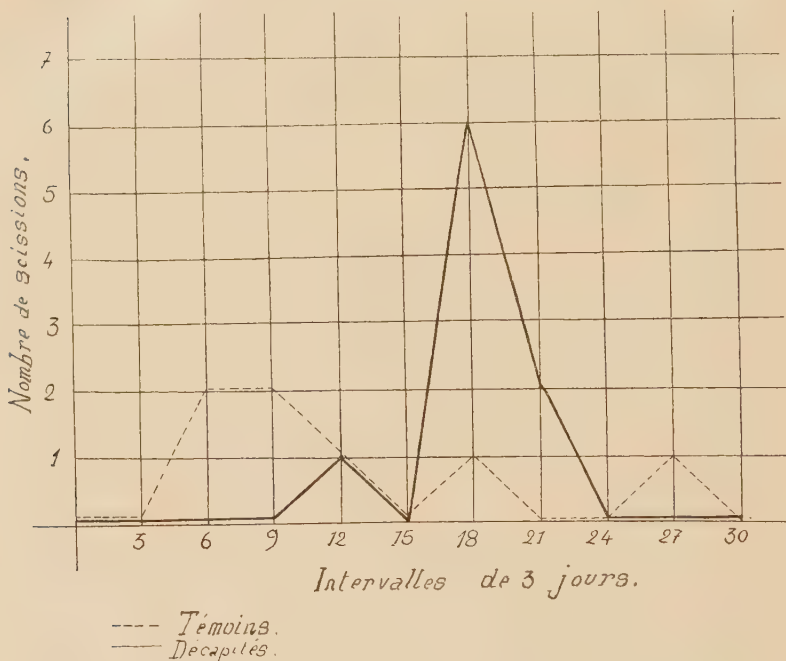


Fig. 12. — Expérience de décapitation sur *Pol. cornuta*. Exp. 6. 4.

22 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

23 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

24 septembre. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : Nombreuses positions de scission.

25 septembre. — *Décapités* : J'observe 6 positions de scission très nettes, dont une s'achève.

27 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission très nettes.

28 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission très nettes.

29 septembre. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : 2 individus coupés ; de plus j'assiste à une division.

30 septembre. — *Décapités* : 2 individus coupés ; de plus, j'assiste à une position de scission très nette qui ne s'achève pas.

1^{er} octobre. — *Décapités* : 1 individu coupé ; de plus, j'assiste à deux positions de scission très nette qui ne s'achèvent pas.

2 octobre. — *Décapités* : 1 individu coupé ; de plus, j'assiste à une scission complète.

3 octobre. — *Décapités* : le dernier individu présente une position de scission très nette qui ne s'achève pas.

5 octobre. — *Décapités* : le dernier individu présente deux positions de scission qui ne s'achèvent pas.

8 octobre. — *Témoins* : 1 scission.

13 octobre. — Je clos l'expérience.

Le nombre des scissions chez les décapités et les témoins n'est donc pas extrêmement différent (7 chez les témoins ; 9 chez les décapités), mais la courbe qui résume l'expérience (fig. 12) montre qu'entre 15 et 21 jours après l'opération, les individus décapités présentent une recrudescence de scissions ; ce maximum serait encore bien plus accentué si l'on avait tenu compte de toutes les positions de scission qui s'ébauchent mais ne s'achèvent pas.

3. *Planaria alpina*.

Les résultats que j'ai obtenus avec *Pl. alpina* sont remarquablement nets ; cela est dû, en partie, tout au moins, à ce que la scission est peu fréquente chez cette espèce ; les témoins ne se coupent pas ou presque pas et font ainsi mieux ressortir l'influence de la décapitation chez les individus opérés.

J'ai effectué 6 séries d'expériences sur cette espèce ; je donnerai seulement ici le détail de l'une d'elles.

Expérience 7. 5. — 20 septembre 1920. — Je récolte aux environs de Pontarlier des individus asexués de *Pl. alpina* et les nourris.

21 septembre. — Je choisis 30 individus de tailles égales et les réparties en deux lots : 15 sont décapités ; 15 conservés comme témoins.

23 septembre. — *Décapités* : J'observe quelques positions de scission.

25 septembre. — *Décapités* : 1 scission.

26 septembre. — *Décapités* : 3 scissions.

27 septembre. — *Décapités* : 4 scissions.

28 septembre. — *Décapités* : 2 scissions.

29 septembre. — *Décapités* : 1 scission.

1^{er} octobre. — *Décapités* : 1 scission.

3 octobre. — *Décapités* : 1 scission.

4 octobre. — *Décapités* : 1 scission.

8 octobre. — *Décapités* : il ne reste plus qu'un individu qui ne se coupe pas et qui sera supprimé le 13 octobre.

Témoins : aucun des témoins ne s'est coupé ; je les alimente (1).

9 octobre. — Je décapite les 15 témoins.

13 octobre. — 2 scissions.

14 octobre. — 6 scissions.

15 octobre. — Les animaux sont transportés à Paris, ce qui trouble évidemment quelque peu l'expérience ; deux individus malades sont supprimés à l'arrivée.

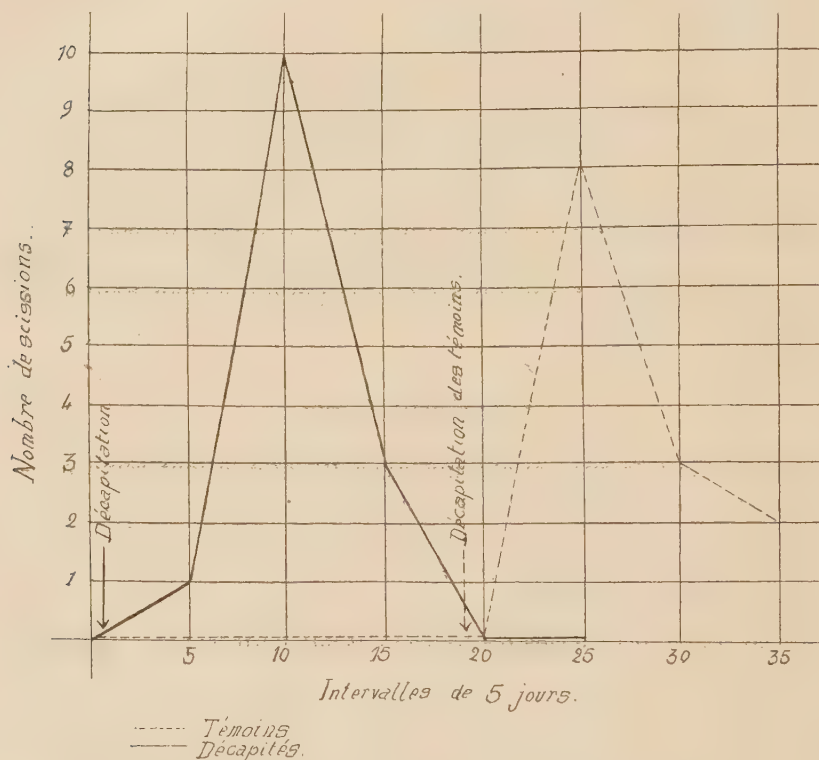


Fig. 13. — Expérience de décapitation sur *Pl. alpina*. Exp. 7. 5.

18 octobre — 4 scission.

19 octobre. — 1 scission.

20 octobre. — 1 scission.

21 octobre. — 1 scission.

24 octobre. — 1 scission. Tous les animaux s'étant coupés, l'expérience est close.

(1) Il est indispensable de toujours alimenter les individus avant l'opération ; sans cela l'inanition arrête la reproduction scissipare, comme nous l'avons vu au paragraphe précédent.

Cette expérience résumée par le graphique ci-contre (fig. 13) est remarquablement nette ; les témoins dont pas un ne s'est coupé dans la première partie de l'expérience, se sont, au contraire, *tous* divisés, après avoir subi la décapitation.

4. *Planaria subtentaculata*.

J'ai fait avec cette espèce plusieurs séries d'expériences qui m'ont fourni des résultats positifs. Je donne le détail de deux séries :

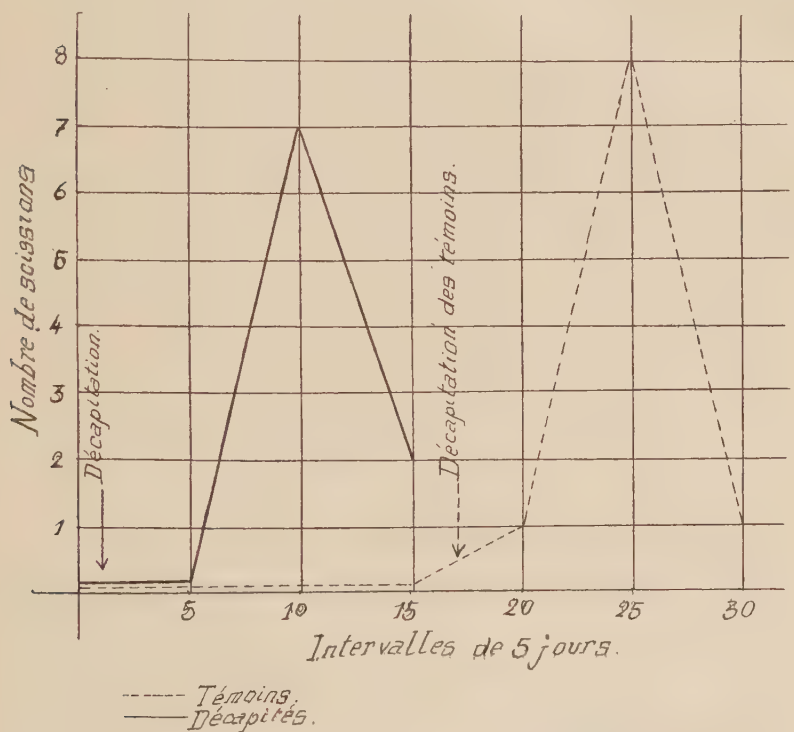


Fig. 14. — Expérience de décapitation sur *Pl. subtentaculata*. Exp. 12. 4.

Expérience 12. 1. — 27 mai 1921. — Des *Pl. subtentaculata*, provenant de Montpellier, sont alimentées.

28 mai. — Je choisis 20 individus de tailles égales, 10 sont décapités, 10 conservés comme témoins.

3 juin. — Décapités : 1 scission. De plus, j'assiste à une position de scission qui ne s'achève pas.

4 juin. — Décapités : 2 scissions.
 6 juin. — Décapités : 4 scissions.
 8 juin. — Décapités : 1 scission.
 11 juin. — Décapités : 1 scission.

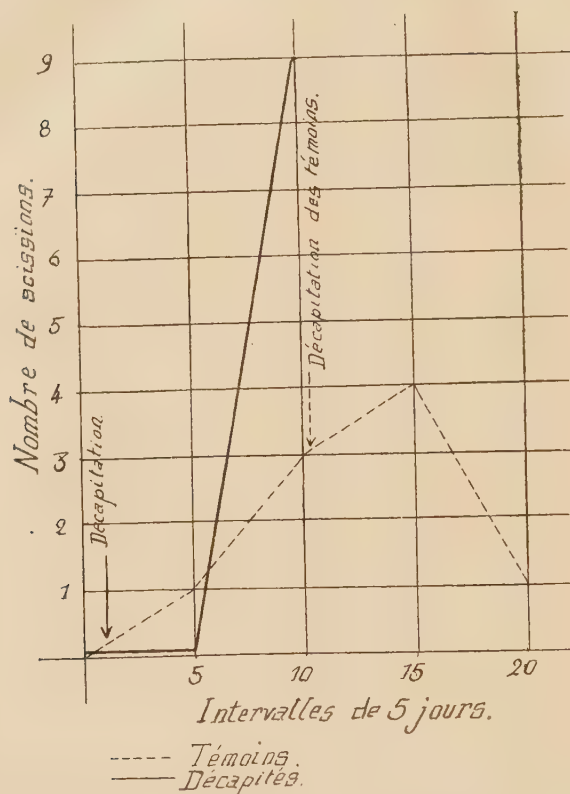


Fig. 15. — Expérience de décapitation sur *Pl. subtentaculata*. Exp. 12. 2.

13 juin. — Décapités : le dernier individu ne se coupant pas, je le supprime.

Témoins : 1 scission. Je nourris les autres témoins.

14 juin. — Je décapite les témoins.

20 juin. — 5 scissions.

21 juin. — 3 scissions.

22 juin. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

Cette expérience montre nettement l'influence de la décapitation (voir le graphique de la fig. 14) sur la scission, aussi bien dans la série du début que dans la série témoin.

Expérience 12. 2. — 22 juin 1921 — 20 Pl. subtentaculata provenant de Montpellier sont alimentées ; puis 10 individus sont décapités ; les 10 autres servent de témoins.

24 juin. — *Témoins* : 1 scission.

27 juin. — *Témoins* : 2 scissions.

Décapités : 2 scissions, et plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas

28 juin. — *Décapités* : 3 scissions.

29 juin. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : 3 scissions.

30 juin. — *Décapités* : 1 scission.

1^{er} juillet. — Je nourris les témoins.

2 juillet. — Le dernier animal décapité ne se coupant pas, je le supprime. Je décapite les témoins ; j'en abîme un ; il en reste cinq.

3 juillet. — Une position de scission très nette.

4 juillet. — 1 scission.

5 juillet. — 1 scission.

6 juillet. — 1 scission.

10 juillet. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés

Les résultats de cette expérience, résumés par les courbes de la figure 13, sont, en ce qui a trait à la série témoin, un peu moins nets que ceux de l'expérience précédente ; l'allure générale est cependant la même.

5. *Planaria vitta*.

J'ai aussi fait quelques expériences sur cette espèce. Je donne ci-dessous le détail de l'une d'elles.

Expérience 36. 1. — 21 juin 1921. — J'alimente des Pl. vitta provenant de Montpellier.

22 juin. — Je répartis 12 individus en 2 lots : 6 sont décapités et 6 conservés comme témoins.

24 juin. — *Décapités* : 1 scission.

25 juin. — *Décapités* : 1 scission, et plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

27 juin. — *Décapités* : 1 scission.

28 juin. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : 2 scissions.

30 juin. — *Décapités* : 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

1^{er} juillet. — Je décapite les témoins.

2 juillet. — 1 scission.

3 juillet. — 1 scission.

5 juillet. — 1 scission.

6 juillet. — 1 scission.

10 juillet. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

La figure 16 résume cette expérience remarquablement nette.

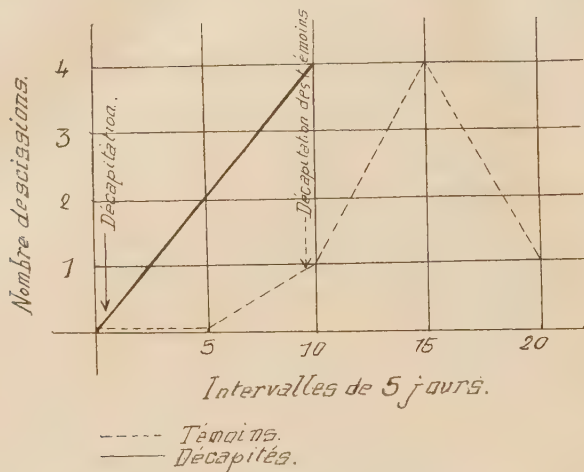


Fig. 16. — Expérience de décapitation sur *Pl. vitta*. Exp. 36. 1.

6. Interprétation de la méthode de décapitation.

Les expériences précédentes montrent donc nettement, et cela, en dépit de quelques irrégularités, que la décapitation détermine une recrudescence de scissions. En affaiblissant le système de commandes de l'animal, on provoque une rupture des corrélations entre les deux régions, antérieure et postérieure, qui entraîne, en général un arrachement entre ces deux parties.

Sommes-nous en droit, après ces expériences, d'affirmer que nous avons découvert les secrets les plus cachés du mécanisme de la scission, et que nous avons atteint l'essence même du processus ? Je ne le crois pas ; et l'on aurait une idée fausse de l'action de la décapitation si l'on s'en tenait aux seules expériences précédentes. En effet, ces expériences ont porté, exclusivement, sur des espèces et des individus susceptibles de se couper dans les conditions ordinaires. Mais si l'on opère sur des espèces ou des individus qui ne se divisent pas normalement, la décapitation est sans aucun effet.

J'ai entrepris, en particulier, plusieurs expériences sur

Pl. gonocephala ; cette espèce se reproduirait, au dire de certains auteurs, par voie asexuée ; d'autre part, elle ressemble beaucoup à *Pl. subtentaculata* qui se multiplie exclusivement par division. Pour toutes ces raisons, *Pl. gonocephala* s'offrait comme un bon sujet d'expérimentation. J'ai d'abord décapité des individus sexués ; je n'ai constaté aucune scission ou ébauche de scission ; ce résultat négatif n'a, d'ailleurs, rien d'étonnant, car nous verrons plus loin que les individus sexués ne se coupent jamais. J'ai ensuite expérimenté sur de jeunes individus dépourvus d'organes copulateurs ⁽¹⁾ ; mais le résultat fut le même que précédemment ; je ne constatai aucune scission.

J'ai décapité également des individus sexués de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina* ; dans aucun cas, il n'y a eu de division ; dans les conditions normales, les animaux sexués ne se multiplient jamais par scission.

Mais il y a mieux. Nous verrons plus loin (p. 478) que dans certaines stations renfermant exclusivement des sexués (catégorie 1), les jeunes individus de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*, sortis récemment de cocons et encore dépourvus d'organes copulateurs, ne se coupent pas. J'ai décapité, à maintes reprises, de tels individus, sans constater par la suite aucune scission. Si, par contre, l'on opère sur des jeunes susceptibles de se couper dans les conditions normales (catégorie 2 ; p. 478), la décapitation provoque une recrudescence de scissions comme dans les expériences relatées au début de ce paragraphe.

En résumé, la décapitation ne détermine la scission que chez des animaux qui sont déjà susceptibles de se couper dans les conditions normales. Elle accélère — comme la température, quoique par une autre voie — la fréquence des divisions ; mais elle n'atteint pas l'essence du processus. La scission n'est pas un mécanisme physiologique, commun à toutes les Planaires, qui serait spontané chez les unes et que l'on pourrait provoquer chez les autres par un artifice expérimental ; c'est une propriété spécifique, héréditaire, propre à certaines espèces ou à certaines catégories d'individus. La décapitation accélère l'allure du processus chez ces individus, mais c'est à cela que se borne son action. Il en est probablement de même de l'action des

(1) *Pl. gonocephala* étant une pondeuse d'été, c'est à cette saison qu'il convient de rechercher les jeunes individus.

facteurs externes sur la plupart des phénomènes physiologiques; ces agents accélèrent, retardent ou même inhibent les processus vitaux, mais la forme de la réaction n'est pas déterminée par le stimulus externe, mais par la constitution particulière de l'individu, par son patrimoine héréditaire, par son génotype.

11. Origine de la reproduction asexuée.

On a fréquemment attribué l'origine de la reproduction asexuée à l'intervention de facteurs externes, en particulier à des changements de température ou à de mauvaises conditions. Les deux Planaires scissipares les mieux connues et les plus répandues en Europe sont *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*. Ainsi que je l'ai dit dans le premier chapitre, on a considéré (à tort pour l'une, avec raison pour l'autre) ces deux espèces comme étant des « reliquats glaciaires ». Plusieurs naturalistes ont voulu voir entre ces deux faits, reproduction asexuée et origine glaciaire, une relation de cause à effet : les changements de température survenus depuis l'époque glaciaire seraient responsables de l'apparition de la multiplication scissipare. Cette hypothèse a été surtout développée à propos de *Pl. alpina*; on la trouvera exposée dans les études de THIENEMANN (1906) et de STEINMANN (1906; 1907).

Une opinion légèrement différente est soutenue par CHILD. Pour lui (1913, p. 239), la reproduction asexuée des Planaires (et de tous les organismes, en général) est en rapport avec l'isolement physiologique de certaines parties (voir ce que j'en ai dit, p. 398); cet isolement physiologique est lui-même une conséquence de la diminution des processus métaboliques et le résultat des phénomènes de sénescence. J'étais arrivé, moi-même (1920 *b*), sous l'influence des idées de CHILD, à une opinion analogue; je considérais la scission comme résultant d'un affaiblissement physiologique de l'individu ⁽¹⁾.

Un examen plus approfondi de la question ne me permet plus de conserver cette interprétation. Toutes les théories précédentes prêtent le flanc à de sérieuses critiques :

(1) Au point de vue général, une idée semblable est exprimée par GEDDES et THOMSON (1889, p. 213) : « Alternation of generations is, in fine, a rythm between a relatively anabolic and katabolic preponderance ».

1) L'étude des organismes faite seulement dans la nature, quand elle ne se complète point par des élevages méthodiques et longuement poursuivis, conduit toujours à attribuer au milieu un rôle prépondérant dans la formation des espèces ou des différents caractères individuels. Mais celui qui a cultivé des organismes avec persévérance et en variant, autant que possible, les conditions environnantes, ne tarde pas à s'apercevoir du rôle accessoire, superficiel des agents externes, et de l'influence fondamentale et primordiale de la constitution héréditaire et spécifique des individus.

Attribuer l'origine de la scissiparité des Planaires à une élévation de température est une idée que suggère l'étude dans la nature, mais qui ne résiste pas aux résultats fournis par les cultures et les expériences. L'élévation de température accélère, comme nous l'avons vu, le rythme de la scission, mais cela seulement chez les individus qui se multiplient asexuellement dans les conditions ordinaires ; pas plus que la décapitation, elle ne provoque de division chez les animaux qui ne sont pas susceptibles de se couper normalement. J'ai fait sur *Pl. gonocephala* et sur des jeunes *Pol. cornuta* sortis de cocons, des expériences qui n'ont donné que des résultats négatifs.

D'ailleurs le seul examen du mode de vie des Planaires à reproduction agame ne permet pas d'attribuer au milieu le rôle prépondérant qu'on a voulu lui faire jouer. Toutes les spéculations de ce genre ont été presque exclusivement établies sur *Pl. alpina* et *Pol. cornuta* qui sont, toutes deux, des espèces de ruisseaux froids. Mais, en fait, les Planaires scissipares présentent les habitats les plus variés : *Pl. alpina* est une espèce de hautes montagnes et de pays arctiques ; *Pl. subtentaculata* n'existe que dans la région méditerranéenne ; *Pl. maculata* se rencontre dans les étangs et les eaux stagnantes ; *Pl. relata* est une forme de mares temporaires ; *Pl. vitta* est un animal presque cavernicole, habitant les nappes d'eau souterraine ; enfin les *Terricoles* ont un mode de vie très spécial. Par contre, *Pl. gonocephala* qui se plaît dans les ruisseaux frais et qui accompagne fréquemment *Pol. cornuta*, ne se reproduit pas par voie asexuée ; et deux Planaires japonaises, *Planaria rivida* et *Polycelis karafto* qui vivent dans les ruisseaux froids de montagnes et jouent, dans les îles nippones, le rôle de nos *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*

(IJIMA et KABURAKI, 1916) ne se reproduisent pas, semble-t-il, par voie agame.

Cette revue rapide montre que la scissiparité apparaît chez un certain nombre d'espèces, mais tout à fait indépendamment des conditions de milieu et d'habitat.

D'autre part, les mauvaises conditions ne peuvent pas être la cause de la reproduction asexuée; en fait, un milieu défavorable arrête tout mode de reproduction; il n'en détermine aucun. Les animaux scissipares ont besoin, pour se reproduire, de bonnes conditions de vie; s'ils sont placés dans des eaux de mauvaise qualité, ou trop chaudes, peu aérées, en putréfaction, ou contenant des anesthésiques, etc., les sujets deviennent malades et finissent par se décomposer, mais ne se divisent nullement. J'ai tenté autrefois beaucoup d'expériences de ce genre qu'il serait fastidieux d'énumérer ici; je suis toujours arrivé au même résultat négatif. Si l'on a considéré souvent la reproduction asexuée comme le résultat de mauvaises conditions, c'est que l'on a, maintes fois, confondu, comme je l'ai dit plus haut, les processus de scissiparité normaux avec des lacerations d'ordre pathologique.

2) La théorie de CHILD qui voit dans la reproduction scissipare une conséquence de la sénescence, ne résiste pas non plus à un examen consciencieux et impartial des faits. Les individus qui se coupent, comme nous le montrerons à la fin de ce travail (p. 498) sont des animaux jeunes, peu différenciés et qui ne présentent certainement aucune trace de sénilité. Ce sont, au contraire, les individus sexués qui doivent être considérés comme des animaux âgés.

C'est, d'ailleurs, cette erreur qui provoque dans l'œuvre de CHILD des contradictions telles que celles-ci : dans son ouvrage général de 1913 où, fort heureusement pour le lecteur, il a rassemblé et condensé les résultats de ses précédentes études, dispersés dans de nombreux articles, on lit, p. 259 : « It is possible therefore, that agamic reproduction with the accompanying rejuvenescence may occur simply as the result of senescence. The fragmentation of *Planaria velata* is undoubtedly a case of this sort, and it is probable that this relation between senescence and reproduction is very general ». — On n'est pas peu étonné, après cette déclaration, de lire quelques pages plus loin

(p. 460) : « In general, the vegetative forms of agamic reproduction occur in relatively young organisms ». Ainsi, tour à tour suivant les besoins du moment, la reproduction asexuée est un résultat de la sénescence, ou, au contraire, un caractère d'organismes jeunes.

Cette théorie ne s'accorde donc pas avec les faits et ne peut être conservée.

L'hypothèse que j'avais formulée autrefois et qui considère la scissiparité comme le résultat de l'affaiblissement physiologique de l'individu, est aussi une idée théorique qui ne correspond guère à la réalité. Trop souvent, d'ailleurs, les termes vagues de « métabolisme », d'« état physiologique », ne servent qu'à dissimuler notre ignorance, et à masquer la complexité des phénomènes par une explication toute verbale. En fait, les animaux scissipares sont des individus jeunes, peu différenciés, présentant une grande résistance aux agents externes ; leur mortalité est très faible ; ils manifestent une grande activité et un pouvoir de régénération très étendu. Ils ne peuvent donc pas être assimilés, à aucun point de vue, à des animaux âgés ou affaiblis.

Il est donc impossible, je crois, d'attribuer aux conditions de milieu ou à un certain état physiologique, l'origine de la reproduction asexuée.

Je considère que cette propriété est une *mutation* qui s'est produite chez plusieurs espèces de Planaires ; j'entends exprimer par ce terme de mutation qu'il s'agit d'une variation apparue indépendamment du milieu, et affectant les cellules germinales et par suite héréditaire. J'ai discuté la première proposition au début de ce paragraphe ; je reviendrai sur la seconde dans le dernier chapitre de ce travail. Cette mutation qui a porté sur le système de corrélations de l'individu, n'est devenue que, très accessoirement, avantageuse pour l'espèce ; elle aurait même pu devenir néfaste, si le grand pouvoir de régénération présenté par les Planaires n'avait transformé cette propriété en un mode de multiplication qui peut parfois remplacer complètement la reproduction sexuée ⁽¹⁾.

(1) Cette question soulève un important problème que je ne peux que signaler rapidement ici. Il existe certainement un rapport entre la fréquence de l'autotomie et la puissance de régénération : les animaux qui s'autotomisent ont, en

Il semble qu'il y ait dans les espèces du genre *Planaria*, une *tendance* ⁽¹⁾ vers ce mode de reproduction.

Nous avons vu, dans un paragraphe précédent que la multiplication agame existait chez de nombreuses espèces de *Planaria*, mais que parmi les Paludicoles, ce mode de reproduction était spécial à ce genre (seule, *Polycelis cornuta* fait exception). La multiplication scissipare paraît d'ailleurs diversement établie suivant les espèces. Chez *Pl. subtentaculata*, *Pl. vitta*, *Pl. velata*, *Pl. dorotocephala*, c'est à peu près le mode exclusif de reproduction. Chez *Pl. alpina*, au contraire, la reproduction par division semble être installée depuis peu; elle ne paraît point exister dans toutes les colonies: c'est ainsi, qu'en Allemagne, aux environs de Bonn, elle semble faire défaut, quoique VOIGT (1892 a; 1894 a) et STOPPENBRINK (1904) aient spécialement porté leur attention sur ce point. Aux environs de Paris, au plateau de Langres, je n'ai pas observé de reproduction

général, un grand pouvoir de régénération. Le fait se vérifie, en particulier, pour les Planaires: toutes les espèces à reproduction scissipare ont un grand pouvoir de régénération; au contraire *Dendrocoelum lacteum* et les Planaires marines qui, justement, ne se multiplient pas par division, ont un pouvoir de régénération relativement faible. On a expliqué ce rapport, d'une portée très générale, de deux façons: la fréquence des mutilations — disent les uns (LESSONA, GIARD, BORDAGE) — a développé, augmenté le pouvoir de régénération; pour d'autres, au contraire (MORGAN, 1901 b, p. 146), le pouvoir de régénération a dû précéder à l'autotomie; c'est la condition *sine qua non* pour que l'autotomie n'anéantisse pas définitivement l'espèce; c'est une « préadaptation » indispensable. Je n'ai pas recueilli chez les Planaires, d'arguments qui puissent trancher la question dans un sens ou dans l'autre.

(1) Plusieurs auteurs réprouvent l'emploi du terme de « tendance » en biologie qui implique, selon eux, une idée téléologique ou mystique. Je crois qu'il n'en est rien. L'enseignement profond qui ressort de l'étude soignée de toutes les lignées paléontologiques est justement celui des *séries de formes* (*Formenreihen* de NEUMAYR), séries parallèles qui évoluent, toutes, dans le même sens, et, cela indépendamment des conditions de milieu ou de l'utilité. Si cette *orthogenèse* paraît indéniable, ses causes en sont encore mal connues; elle résulte probablement d'une sorte de vieillissement des lignées. L'*orthogenèse* implique simplement qu'une forme donnée n'évolue pas dans n'importe quel sens, qu'elle ne peut donner qu'un certain nombre de combinaisons définies (ce qui paraît, d'ailleurs, assez probable *a priori*), et que les organismes voisins possédant un même potentiel évolutif, varient suivant des directions parallèles. Tout cela n'a rien de mystérieux ou de mystique et relève de processus, certes très complexes, mais qui ne diffèrent pas fondamentalement des autres phénomènes vitaux. Et l'on ne saurait mieux conclure qu'avec GIARD (1905): « L'*orthogenèse* n'est qu'une apparence si l'on entend derrière ce mot, faire intervenir un principe directeur agissant suivant un plan préconçu. Elle est l'expression de phénomènes très réels et de *tendances* parfaitement démontrables, si l'on donne à cette dernière appellation le même sens que les chimistes ou les physiciens attachent aux rapports de séquence ou de causalité qu'ils observent dans l'étude des corps bruts ».

scissipare ; tous les individus récoltés étaient sexués. Par contre, dans le Jura, la multiplication agame est très fréquente et c'est le mode de reproduction exclusif dans certaines stations ; il semble en être de même à Rügen (THIENEMANN, 1906).

Ainsi, suivant les différentes espèces, la multiplication scissipare est, soit le mode normal de reproduction, soit, au contraire, une propriété récente qui se manifeste dans certaines colonies et fait défaut dans d'autres.

12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée

Après avoir étudié en eux-mêmes les phénomènes de scissiparité des Planaires triclades paludicoles, il nous faut les comparer avec quelques autres modes de reproduction asexuée ; nous rechercherons si l'on en rencontre l'analogue chez des organismes différents, et nous examinerons si l'on en peut retrouver les états ancestraux et dérivés dans d'autres groupes.

Nous passerons successivement en revue les divers modes de multiplication asexuée, d'abord dans l'ensemble des Turbellariés, puis dans l'ordre des Oligochètes qui offre des faits parallèles à ceux du premier groupe.

Le mode de division le plus primitif qui semble exister chez les Turbellariés est celui des *Terricoles*. Il s'agit là probablement d'une simple autotomie qui n'est devenue reproductrice que grâce au grand pouvoir de régénération de ces animaux. Malheureusement, je n'ai pas eu l'occasion d'étudier ces Planaires par moi-même, et les recherches des naturalistes qui les ont observées sont encore fort incomplètes. Ni LEHNERT (1891, p. 328), ni BERGENDAL (1892, p. 37) qui ont eu pour sujet d'étude des *Bipalium kewense*, l'espèce la plus répandue dans les serres d'Europe, n'ont pu observer le processus de scission. Se fait-elle par contraction des muscles circulaires, ou par disparition des corrélations et arrachement consécutif, comme chez les Paludicoles ? On ne sait. Cette division se produit-elle spontanément ou seulement à la suite d'une excitation externe ? Tous les fragments régénèrent-ils de façon parfaite, ou, au contraire, leur mortalité est-elle fort grande ? Toutes choses qui sont discutées et ne sont point complètement résolues.

Il semble donc aventureux, en l'absence de données précises, de considérer, comme l'ont soutenu plusieurs auteurs, la multiplication des Terricoles comme un stade primitif d'où dériveraient les modes de reproduction asexuée des autres Planaires. L'autotomie des Terricoles est, peut-être, toute différente du processus très spécial que nous avons décrit chez les Paludicoles. Des recherches précises sont encore nécessaires pour établir les rapports de ces deux phénomènes.

Chez la majorité des Paludicoles, la scissiparité, comme nous l'avons vu, est un processus mal fixé en certains points : il n'y a aucune modification morphologique préalable (*architomie* de von WAGNER) ; le plan de division n'est pas rigoureusement déterminé ; l'intervalle d'une scission à l'autre est des plus variables ; mais il se produit de façon automatique et périodique. Ce n'est pas une simple autotomie, mais un mode normal de reproduction.

Enfin, il existe un groupe de Planaires où la reproduction asexuée prend un caractère très spécial : la division est lente et progressive, et la régénération des deux individus commence avant leur séparation (*paratomie* de von WAGNER). Ce mode de reproduction n'a été signalé jusqu'ici que chez trois espèces *Pl. subtentaculata* de ZACHARIAS (1888) qui est une forme douteuse et ne devra probablement pas être maintenue ; *Pl. fissipara* Kennel (1883, 1889) de l'île de la Trinidad, et *Pl. paramensis* Fuhrmann (1914) de la Colombie.

Chez *Pl. fissipara* le plan de division est situé en arrière du pharynx, et la réorganisation du second zoïde (en particulier, la formation du cerveau, du pharynx et l'adaptation des branches intestinales) a lieu avant la séparation des deux individus.

Pl. paramensis offre des particularités remarquables que FUHRMANN (1914, p. 801) résume ainsi : 1) le plan de division transversal se trouve en avant du pharynx ; 2) l'animal, avant de se diviser, forme un nouveau pharynx, si bien que les individus en voie de division présentent deux pharynx l'un devant l'autre ; 3) la division peut se faire pendant que les organes sexuels sont complètement développés, probablement parce que le plan de division se trouve en avant du pharynx.

Le mode de reproduction de *Pl. paramensis* et surtout celui

de *Pl. fissipara* rappellent de façon remarquable celui des *Rhabdocæles*. Chez ces derniers, comme l'a fort bien montré von WAGNER (1890), il y a primitivement un phénomène de division (ainsi que l'indique la formation d'un septum qui est la première manifestation du processus), puis régénération ultérieure des deux parties ; ce n'est pas un simple bourgeonnement comme on l'avait cru tout d'abord.

On a souvent imaginé que le mode de reproduction des Paludicoles précités et des Rhabdocæles constituait un stade secondaire plus évolué que celui de la généralité des Paludicoles et en dérivant. Dans ce cas, l'isolement physiologique des parties s'accompagnerait de modifications morphologiques précédant la scission. En vérité, cette hypothèse séduisante ne repose pas sur des faits assez nombreux et bien établis pour pouvoir être acceptée de façon définitive. Nous avons vu précédemment que la scission des Paludicoles et la croissance régulière de zoïdes étaient deux phénomènes certainement différents ; on ne voit pas du tout, à l'heure actuelle, comment il est possible de passer de l'un à l'autre. Il s'agit peut-être de phénomènes ayant une origine commune mais qui ont divergé, de façon précoce, suivant des directions différentes.

Les Oligochètes présentent, comme les Turbellariés, divers modes de multiplication asexuée, depuis la simple autotomie jusqu'à des processus de bourgeonnement fort complexes.

Les *Lumbriculus* (et en particulier le *L. variegatus* d'Europe) se reproduisent habituellement par voie agame. Le fait avait été déjà signalé jadis par BONNET et O. F. MÜLLER ; il a été étudié plus récemment par von BÜLOW (1883 a), von WAGNER (1900 ; 1905), C. MÜLLER (1908), MRAZEK (1913). La division de *Lumbriculus* est une simple autotomie suivie de régénération des deux fragments ; c'est un cas typique d'*autotomie reproductrice* (GIARD, 1887 b). Cette autotomie est-elle spontanée ou se produit-elle sous l'action d'un excitant externe ? La chose est discutée et paraît d'ailleurs malaisée à élucider. En tous cas, j'ai pu, chez cet animal, provoquer la scission expérimentalement et à coup sûr par l'action de chocs électriques (produits par une bobine de Ruhmkorff). La division est due à une constriction extrêmement forte des muscles circulaires qui provoque la rupture de la paroi du corps ; parfois les deux fragments

restent encore réunis par des bribes du tube digestif que les mouvements de l'animal ne tardent pas à rompre. Parfois, si la secousse n'est pas assez forte, ou si l'animal fatigué ne réagit plus avec la même vigueur, des contractures se produisent en plusieurs points du corps mais ne provoquent pas la rupture ; ces contractures subsistent quelques heures puis disparaissent. Les animaux de grande taille peuvent se briser en trois ou quatre morceaux. L'autotomie et les contractures ne semblent pas se produire dans les premiers segments (jusqu'au quinzième segment, environ), ni dans la partie postérieure ; elles n'intéressent que la région moyenne du corps. Cette localisation est en rapport avec le peu de développements des muscles circulaires dans les régions antérieure et postérieure (VON BÜLOW, 1883 *b*, p. 72). Ce processus d'autotomie n'a aucun rapport avec la scissiparité des Paludicoles ; le choc électrique sur les Planaires ne sert qu'à les faire diffuser ; le mécanisme de la scissiparité est tout différent.

Le *Ctenodrilus monostylos* étudié par ZEPPELIN (1883) semble se multiplier d'une façon assez analogue. Il n'y a pas, chez cette espèce, bourgeonnement comme chez *C. pardalis*, mais division et séparation des deux zoïdes antérieurement à toute régénération.

La multiplication des *Naïdids* rappelle beaucoup celle des Rhabdocèles ; comme l'a signalé SCHULTZE (1849), puis établi L. DEHORNE (1916), il y a d'abord division marquée par l'apparition d'un plan de scissiparité, puis régénération et bourgeonnement de chaque côté de ce plan.

A-t-on le droit de ranger ces divers modes dans une série de complication croissante allant de *Lumbriculus* aux *Naïdids* ? Comme l'a déjà remarqué MORGAN (1901 *b*, p. 148) cette sériation est tout à fait hypothétique et rapproche arbitrairement des phénomènes probablement très différents.

Les Turbellariés et les Oligochètes présentent donc des modes de multiplication agame assez variés, mais comparables dans les deux séries ; l'étude approfondie des formes de reproduction fait sentir que la filiation que l'on a voulu établir entre elles reste des plus douteuses ; elle montre aussi que la scissiparité des Planaires paludicoles qui est le résultat de la rupture des corrélations entre les deux régions, antérieure et postérieure,

est un processus très spécial dont on ne retrouve pas l'analogie dans les deux groupes étudiés. Le seul phénomène qui paraisse comparable est la *lacération pédale* de certaines *Actinies* ; cette lacération a été décrite bien des fois, en particulier par l'abbé DICQUEMARE (1773), DALYELL (1848), ANDRES (1882), R. SCHODDUYN (1909), LEWIS R. CARY (1911), A. MIGOT (1919). Une partie de la base du pied se fixe au substrat, tandis que le reste de l'animal continue à avancer. Il en résulte un étirement suivi d'arrachement qui détache finalement un petit fragment du pied ; ce fragment régénère une petite Actinie. Ce processus est, en somme, très comparable à la scissiparité des Planaires ; il est seulement plus lent en raison de la plus grande lenteur de mouvements des Actinies. C'est, à ma connaissance, le seul phénomène qui soit rigoureusement comparable à la scission des Planaires.

CHAPITRE III

LA RÉGÉNÉRATION

SOMMAIRE. — 1. Régénération des fragments postérieurs de Planaires. Etude morphologique. — 2. Etude histologique de la régénération et de la dédifférenciation : a) dédifférenciation des glandes génitales ; b) dédifférenciation des organes copulateurs ; c) épigenèse ou préformation.

Les processus de régénération et de dédifférenciation sont intimement liés à de multiples questions traitées au cours de ce travail, et, il est nécessaire d'en examiner tout au moins quelques aspects. La régénération est d'ailleurs un phénomène si intéressant, si profondément instructif pour la compréhension de l'organisme qu'il y est difficile, quand on y touche, de ne pas essayer d'aller plus avant et de chercher à en étudier les diverses modalités.

1. Régénération des fragments postérieurs de Planaires. Etude morphologique.

Les fragments postérieurs de Planaires qu'ils soient produits par division spontanée ou par section expérimentale, réagissent de la même façon. La régénération de tels fragments a déjà été étudiée par de nombreux biologistes, tant au point de vue histologique que morphologique. Je voudrais seulement ici attirer l'attention sur un point spécial : la différence du mode de régénération entre les fragments postérieurs de *Pol. cornuta* et ceux de *Pl. alpina*.

MORGAN (1901 b, p. 23) a distingué deux principaux modes de régénération : dans l'un, la formation de nouveaux organes résulte de la multiplication intense de certaines cellules, en repos à l'état normal : c'est l'*épimorphose* ; dans l'autre, les

anciennes parties se transforment pour redonner un organisme complet, sans qu'il y ait multiplication des éléments : c'est la

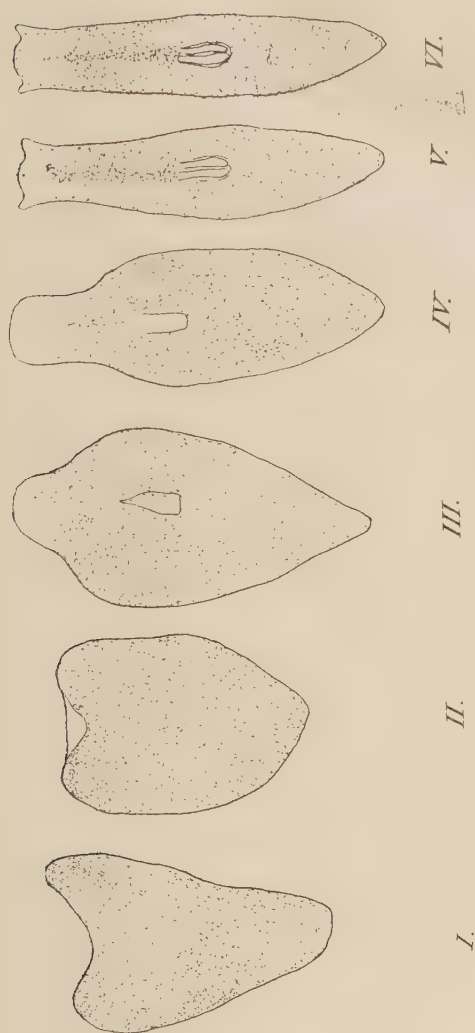


Fig. 17. — Régénération de fragments asexués de *Pol. cornuta*.

- I. Fragment aussitôt après la scission.
- II. Bourgeon blanc de régénération apparaissant à la partie antérieure, (2 jours à 16°).
- III. Apparition de l'ébauche pharyngienne, (6 jours à 16°).
- IV. Début de la morphallaxis. Allongement du fragment. — (8 jours à 16° ; 44 jours à 40°).
- V. Refonte à peu près achevée ; les tentacules et les yeux ont fait leur apparition. (41 jours à 16° ; 18 jours à 40°).
- VI. L'animal a acquis la forme normale, (23 jours à 40°).

morphallaxis. Le mode de régénération varie suivant les espèces : chez *Bipalium kewense* ⁽¹⁾, les processus de morphallaxis sont très intenses et assurent à eux seuls la formation du nouvel

(1) Et aussi, de façon typique, chez l'Hydre d'eau douce.

organisme (MORGAN, 1900 a). Chez *Pl. lugubris* (= *Pl. simplicissima* CURTIS = *Pl. foremanii* GIRARD), il y a, au contraire,

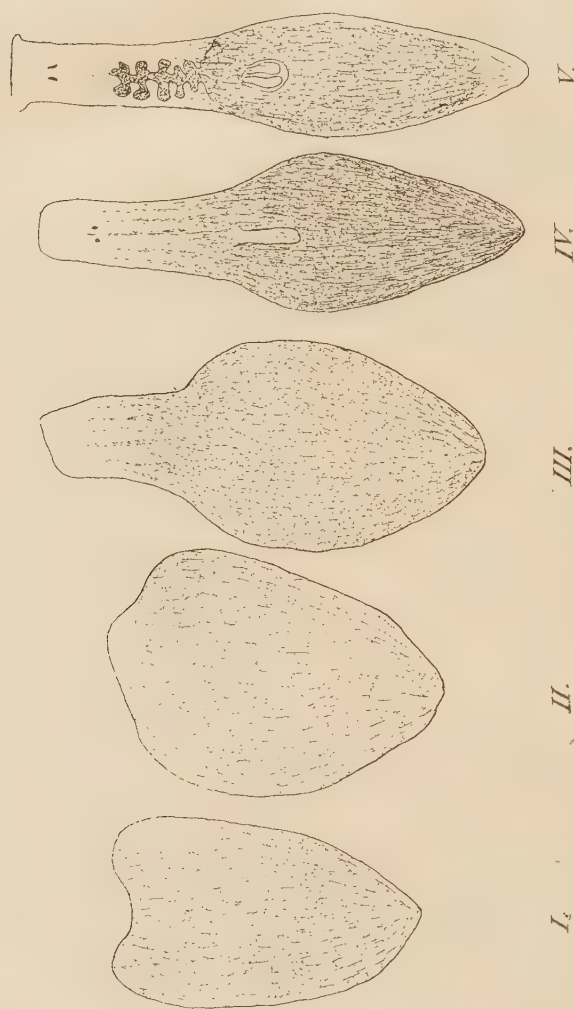


Fig. 18. -- Régénération de fragments asexués de *Pl. alpina*.
I. Fragment aussitôt après la scission. — II. Début du bourgeon de régénération (5 jours à 16°). — III. Formation de la région antérieure (40 jours à 16°). — IV. Apparition des yeux. Allongement de la partie antérieure (14 jours à 16°). — V. Tous les organes de l'adulte sont formés, mais la refonte des vieux tissus est encore loin d'être complète, et l'on distingue nettement la région antérieure, claire, peu pigmentée, laissant voir facilement par transparence le tube digestif, et la partie postérieure formée de vieux tissus, très pigmentée et opaque (20 jours à 16°, 30 jours à 10°).

surtout épimorphose (MORGAN, 1901 a); il en est de même chez *Pl. morgani* (STEVENS, 1907). Il existe, de plus, tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

Or, au point de vue de la régénération, *Pol. cornuta* et *Pl. alpina* appartiennent à deux types différents. Dans les deux

cas, il ya bien, au début, épimorphose et formation d'un bourgeon de régénération ; mais chez *Pol. cornuta*, à partir d'une époque relativement précoce qui varie avec la température (8 jours à 16° ; 14 jours à 10°), des processus de refonte, de remodelage, de morphallaxis, transforment les parties anciennes, et, quelques jours plus tard, le fragment est devenu une petite planaire de forme absolument normale (fig. 17).

Chez *Pl. alpina*, les processus de morphallaxis sont, au contraire, extrêmement réduits ; pendant longtemps l'animal est constitué par deux parties juxtaposées : une partie ancienne, à peine modifiée, et une région antérieure de néoformation (fig. 18). La partie postérieure contient du pigment, alors que la partie régénérée en est dépourvue et ne l'acquiert que très lentement ; les individus produits par voie asexuée sont ainsi bicolores, blancs en avant, noirs en arrière. Cette particularité permet de reconnaître, à première vue, les colonies scissipares ; non seulement elles se distinguent par la petite taille des individus et la présence d'exemplaires tronçonnés, mais encore par l'abondance d'animaux bicolores, noirs et blancs, d'un aspect très caractéristique. Dans les colonies sexuées, les jeunes sortis de cocons sont blancs au début ; ultérieurement le pigment apparaît mais de façon uniforme sur tout le corps, en sorte que ces jeunes individus ne présentent jamais l'aspect bariolé des pièces en régénération.

Cette différence dans le mode de régénération relève directement de la constitution spécifique et héréditaire de chaque forme, et, par suite, il est difficile d'en fournir une explication complète. On peut attribuer, cependant, la diversité des modes de régénération à une plus ou moins grande aptitude des éléments à se dédifférencier. C'est ce qu'indiquent les observations suivantes.

Dans une même espèce, la régénération ne suit pas toujours exactement le même mode ; celui-ci dépend de l'état et de la taille des fragments ; quand le fragment provient d'un animal de grande taille, la refonte des anciennes parties est beaucoup plus lente ; chez *Pol. cornuta*, la régénération de ces gros morceaux tend à suivre le type *alpina*.

Mais ce changement est particulièrement frappant dans la régénération de parties très différenciées, telles que les régions

postérieures de Planaires sexuées; ces parties contiennent en effet, l'ensemble de l'appareil copulateur et ses annexes ⁽¹⁾.

MORGAN (1900 *b*), STEVENS (1901), THACHER (1902) avaient déjà remarqué que dans de tels fragments, la présence des organes copulateurs retarde la formation des nouveaux organes, et que l'ébauche du pharynx apparaît beaucoup plus tard que dans



Fig. 19. — Fragment postérieur de *Pol. cornuta* sexuée (n° 384), 28 jours après l'opération. « Régénération » presque achevée, mais « morphallaxis » très incomplète. On notera le contraste entre la partie antérieure de néoformation, sans pigment, et la partie postérieure pigmentée, peu modifiée. A comparer avec les figures précédentes relatives à la régénération de fragments asexués de *Pl. alpina*.

les pièces asexuées; BARDEEN (1902) avait aussi noté que le nouveau pharynx se formait plus en avant que dans les fragments agames. J'ai observé chez *Pol. cornuta* les mêmes particularités; mais il est surtout remarquable de constater que le mode de régénération n'est pas identique à celui des fragments asexués. Dans ces pièces extrêmement différenciées, la refonte des anciens tissus, et tout particulièrement, la disparition des parties hautement spécialisées de l'appareil copulateur ne se fait qu'avec une grande lenteur; et, longtemps, la partie ancienne conserve sa forme primitive tandis que la région anté-

(1) Ces fragments sont obtenus par sections artificielles, car les individus sexués ne se divisent pas de façon normale.

ricure de néoformation est déjà entièrement constituée. La figure 19 qui représente un fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 28 jours après la section, rappelle tout à fait la fig. 18V, relative à la régénération d'un fragment asexué de *Pl. alpina*. Un retard dans la dédifférenciation des anciens éléments causé par la présence d'organes remarquablement compliqués, a modifié le mode de régénération habituel de *Pol. cornuta* et l'a rapproché du type *alpina*. Le mode de régénération paraît donc lié, dans une espèce donnée à l'état de différenciation de l'organisme, et dans un groupe d'espèces à l'aptitude plus ou moins grande que possède chaque forme à se dédifférencier.

2. Etude histologique de la régénération et de la dédifférenciation

Mon intention n'est pas d'entrer dans l'étude détaillée des processus histologiques de la régénération chez les Planaires ; ils ont déjà fait l'objet de recherches fort nombreuses et approfondies. Je ne considérerai ici qu'un côté spécial de la question.

Les histologistes se sont attachés presque exclusivement à l'étude de la formation et de la différenciation des organes ; ils ont établi que les nouveaux tissus s'édifient presque complètement à partir de cellules que l'on appelle « cellules de régénération » (*Regenerationszellen* des auteurs allemands), nom d'ailleurs peut-être inutile, car ces « cellules de régénération » paraissent identiques aux cellules libres du parenchyme. On a pu suivre à partir de ces cellules la formation détaillée de chaque organe.

Ces éléments dérivent de cellules indifférenciées du parenchyme, les « cellules souches » (*Stammzellen* de KELLER) qui se divisent activement après la blessure ; ces cellules souches sont des cellules de réserve qui dérivent directement des cellules embryonnaires (KELLER, 1894 ; CURTIS, 1902 ; PRENANT, 1922). Mais il est probable que nombre de « cellules de régénération » proviennent aussi de cellules dédifférenciées ayant fait précédemment partie intégrante de divers organes.

Et ce sont justement ces processus de dédifférenciation qui seront le sujet des paragraphes suivants. Ces phénomènes

n'ont pas seulement un grand intérêt pour l'étude spéciale que je poursuis, mais ils ont encore une portée très générale : ils permettent d'aborder le problème de l'organisation intime de l'être vivant et d'apporter des faits nouveaux dans la discussion des questions si controversées de la préformation et de l'épigenèse; enfin, ainsi que nous le verrons dans le dernier paragraphe de ce travail, ce sont les processus de différenciation et de réduction qui sont à la base d'une des théories les plus modernes et les plus séduisantes du vieillissement et du rajeunissement.

Les phénomènes de dédifférenciation ont été déjà étudiés chez les Planaires par E. SCHULTZ (1904) ; en affamant des individus adultes, il a pu suivre la réduction de l'appareil copulateur, son retour à l'état embryonnaire et enfin sa disparition totale. Paul LANG (1912) a observé également, dans ses minutieuses études sur la régénération, la dédifférenciation de divers éléments : vitellogène, cellules glandulaires, etc.

La dédifférenciation semble jouer un rôle très important chez les Planaires. Mais l'interprétation de ces processus est toujours difficile et exige une extrême prudence. J'en ai étudié quelques cas en sectionnant de diverses façons des Planaires entièrement sexuées ; ces animaux hautement différenciés se prêtent mieux que les individus jeunes à l'étude des processus de réduction.

Il ne faudrait cependant pas croire que tous les organes et tous les tissus fussent capables de dédifférenciation ; un certain nombre d'éléments dégénèrent purement et simplement. Il est bon de noter, à ce propos, que les processus de *phagocytose* sont extrêmement réduits chez les Planaires ; c'est l'opinion de STOPPENBRINK (1903), de STEINMANN (1908), de BERNINGER (1911), de PRENANT (1922) que je ne peux que confirmer ; seul LLYOD (1914) signale des processus de phagocytose chez *Gunda ulvæ*, mais ni sa description ni ses figures n'entraînent la conviction.

a). *Dédifférenciation des glandes génitales*

I) *Vitellogène*. — P. LANG (1912) décrit une dédifférenciation du vitellogène. Je n'ai pas observé ce processus, mais avec

STEVENS (1901) et STEINMANN (1908) j'ai constaté que, lors de la réduction, le vitellogène devient granuleux, se charge de masses arrondies se colorant fortement par l'hématoxyline et se fragmente en masses plus ou moins irrégulières qui, finalement, sont absorbées par les cellules intestinales.

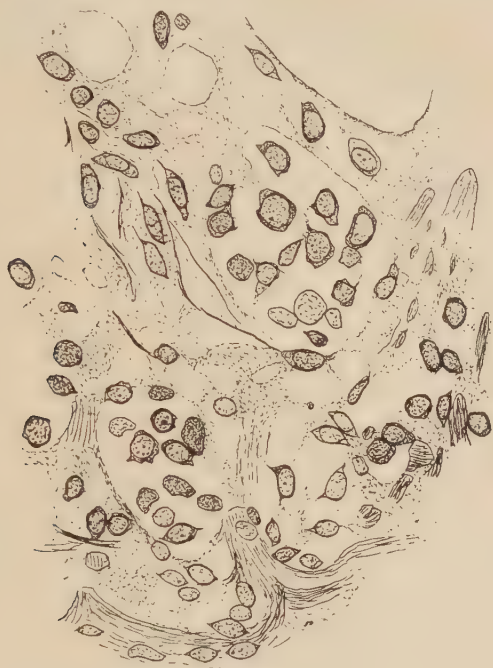


Fig. 20. — Testicules en train de se disloquer et de se dédifférencier (n° 497), 4 semaines après l'opération.

II) *Testicules*. — STEINMANN (1908, p. 535) décrit une dégénérescence des testicules, au cours des processus de régénération. Dans mes préparations, les phénomènes de dégénérescence sont, au contraire, limités et n'atteignent que les éléments en voie de croissance. Les spermatozoïdes mûrs résistent très longtemps, et, on les retrouve, formant des masses compactes dans le parenchyme, alors que les testicules ou les canaux déférents qui les contenaient ont disparu depuis longtemps (fig. 22-8). Quant aux spermatogonies, elles subsistent; elles se rassemblent d'abord en masses pleines, analogues aux testi-

cules en formation ; puis ces masses se disloquent (ce qui survient à une époque variable suivant l'état de maturité des glandes génitales, l'intensité des phénomènes de réduction, la température, etc. ; en général, 2 à 4 semaines après la section), et les spermatogonies revenues à l'état de cellules indifférentes se dispersent dans le parenchyme (fig. 20) où elles deviendront probablement aptes à édifier de nouveaux organes.

III) *Ovaires*. — Je n'ai pas recueilli assez de documents sur les transformations de ces organes pour en tracer une histoire complète.

b). *Dédifférenciation des organes copulateurs*

La dédifférenciation des organes copulateurs est particulièrement intéressante ; elle permet, en effet, de constater avec la plus grande netteté et plus aisément que dans la réduction des gonades, l'évolution d'appareils hautement différenciés, leur retour à l'état embryonnaire et leur transformation ultérieure en des organes tout différents.

E. SCHULTZ est le seul biologiste qui semble avoir clairement observé et compris les processus de dédifférenciation de l'appareil copulateur ; dans ses remarquables études (1904) sur les transformations régressives des Planaires à la suite de privation de nourriture, il a pu suivre les phases successives de la dédifférenciation de l'appareil copulateur ; pour lui, la dédifférenciation suit exactement l'ordre inverse de la différenciation telle qu'il l'avait étudiée précédemment dans les processus de régénération (1902). C'est là réduire des phénomènes très complexes à une vue un peu trop schématique ; il est, en réalité, toujours facile de distinguer les stades de régression (fig. 21, 22, 23) de ceux de développement (fig. 25 à 33). Mais, dans son travail, SCHULTZ ne dit rien du sort des cellules dédifférenciées qui résultent de la pulvérisation de l'appareil copulateur. La destinée de ces cellules est d'ailleurs difficile à préciser chez les animaux affamés ; elle est beaucoup plus aisée à suivre dans les fragments de régénération. D.-J. LLOYD (1914) a constaté que, chez *Gunda ulvæ*, les processus de réduction et de régénération sont étroitement liés l'un à l'autre et varient proportionnellement. Il a aussi noté que les « cellules de régénération » des-

tinées à former les nouveaux organes proviennent plutôt de la migration de cellules différenciées que de divisions de cellules de réserve.

J'ai fait une étude de ces processus de réduction chez *Pol. cornuta*. Les principaux résultats en ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1921 c). Le mode opératoire est des plus simples : je sectionne des individus sexués en arrière de la bouche et en avant de l'appareil copulateur ; puis, je fixe les parties postérieures au bout de 1, 2, 3, 4 semaines. La durée du temps de régénération ne fournit, d'ailleurs, pas une échelle rigoureuse de l'évolution du processus ; les différents stades se rencontrent à des époques variables qui dépendent de l'état de développement initial de l'organe copulateur, de la taille de l'animal, de la température, etc. C'est, généralement, entre 18 et 28 jours après la section que l'on observe les images les plus instructives.

Nous allons étudier successivement la disparition des anciens organes et la formation des nouveaux.

α) *Disparition des anciens organes*. — Les anciens organes disparaissent de diverses manières : les uns dégénèrent et sont absorbés par l'intestin ; d'autres se différencient.

La différenciation est le processus qui, à l'inverse de la différenciation, ramène des cellules hautement spécialisées à un état simple, embryonnaire. Ces processus s'observent facilement sur les cellules épithéliales et musculaires qui forment la plus grande partie des organes copulateurs et musculo-glandulaires. Les premières se transforment en cellules fusiformes généralement bipolaires, à gros noyau et à protoplasme réduit mais très colorable, semblables aux « cellules de régénération », décrites par les auteurs. Quant aux éléments musculaires, on sait depuis les recherches de BLOCHMANN, de BETTENDORF, de JANDER, de BOEHMIG, etc., qu'ils sont formés de deux constituants bien distincts : d'une part, de fibres musculaires, d'autre part de « myoblastes » contenant le noyau, ces deux parties n'étant réunies que par quelques prolongements protoplasmiques. Dans les préparations en question, les fibres musculaires qui se coloraient primitivement de façon intense par l'hématoxyline, s'altèrent et deviennent franchement éosino-

philes ⁽¹⁾ ; puis elles forment des masses amorphes et finissent par disparaître ; quant aux myoblastes, ils se transforment,

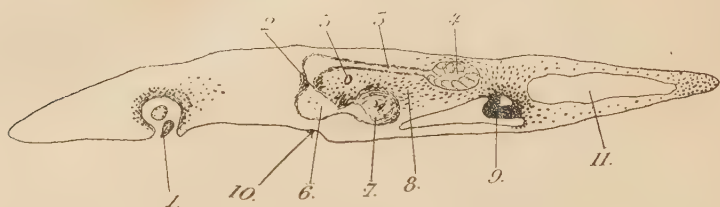


Fig. 21. — N° 580. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 20 jours après la section. Début de la dégénérescence de l'appareil copulateur. — 1. Poche avec les deux papilles musculo glandulaires encore presque normales. — 2. Renflement musculaire de la base du canal utérin. — 3. Canal utérin, encore bordé de cellules. — 4. Utérus. — 5. Oviducte. — 6. *Atrium genitale commune*, en voie de disparition. — 7. Pénis complètement désorganisé. — 8. Cellules migratrices allant de l'appareil copulateur au pharynx. — 9. Pharynx en formation. — 10. Emplacement de l'orifice génital. — 11. Tube digestif.

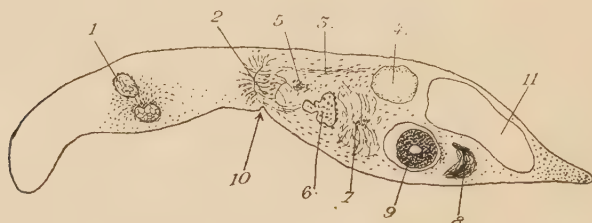


Fig. 22. — N° 494. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 25 jours après la section. — 1. Organes musculo-glandulaires se vidant de leurs cellules. La cavité de la poche a presque complètement disparu à ce stade. — 2. Renflement du canal utérin, dont il ne reste plus que la trame estompée. — 3. Emplacement du canal utérin qui n'est plus marqué que par quelques fibres musculaires dégénérées, les cellules ayant disparu. — 4. Utérus en dégénérescence. — 5. Oviducte. — 6. Atrium génital en voie de disparition. — 7. Emplacement du pénis ; il ne reste plus que quelques fibres musculaires dégénérées. — 8. Masse de spermatozoïdes primitivement contenue dans les vésicules séminales, maintenant à même dans le parenchyme. — 9. Pharynx en coupe transversale. — 10. Emplacement de l'orifice génital. — 11. Tube digestif.

comme les cellules épithéliales, en « cellules de régénération ».

⁽¹⁾ CH. PEREZ a observé des faits analogues dans la métamorphose des Muscides (1910).

Les causes de la dédifférenciation de ces organes ayant perdu leurs corrélations ordinaires sont encore fort mal connues ; on pourrait peut-être comparer cette dédifférenciation aux phénomènes de retour à l'état embryonnaire qui se manifestent dans les tissus cultivés en dehors de l'organisme (CHAMPY) ⁽¹⁾.

β) *Développement des nouveaux organes.* — Dans le développement des nouveaux organes, et, en particulier, dans celui du pharynx qui se forme juste en avant de l'appareil

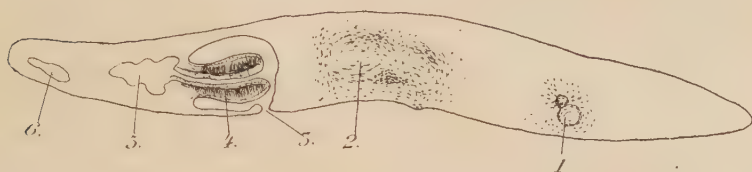


Fig. 23. — No 437. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 26 jours après la section. Processus de dégénérescence très avancés. — 1. Organes musculo-glandulaires, en voie de disparition, mais encore reconnaissables. — 2. Appareil copulateur formé d'une trame de fibres musculaires dégénérées, dans laquelle il n'est plus guère possible de distinguer les différentes parties. — 3. Bouche. — 4. Pharynx complètement formé. — 5. Tube digestif. — 6. Cerveau.

copulateur, on est frappé de la rareté des caryocinèses ; dans les préparations de régénération de fragments asexués, les mitoses sont, au contraire, relativement fréquentes. STEVENS (1907) a déjà noté que, chez les espèces où la « dédifférenciation » est très accentuée, les mitoses sont beaucoup moins nombreuses que chez celles où prédomine la « régénération » (ou épimorphose).

Par contre, on remarque, dans les préparations, des amas de cellules disposées en files et qui émigrent vers la région antérieure. Sur des coupes, on ne peut assister à la migration effective de ces cellules, mais on peut s'en rendre compte du fait qu'elles sont toutes nettement orientées vers les régions de néoformation. La migration des cellules libres du parenchyme a, d'ailleurs, été déjà signalée par de nombreux auteurs :

(1) La dédifférenciation des testicules étudiée récemment par CHAMPY (1920) rappelle singulièrement la réduction des mêmes organes, chez les Planaires, lors de la régénération.

TRACHER (1902), STEVENS (1901, 1907), P. LANG (1912), LLOYD (1914), PRENANT (1922).

Les nouvelles parties s'édifient principalement, non à partir de cellules embryonnaires du parenchyme, mais aux dépens de cellules différenciées de l'appareil copulateur. Le pharynx en formation aspire, en quelque sorte, les cellules des organes voisins; les organes copulateurs sont ainsi progressivement vidés de tous leurs éléments cellulaires; il ne reste plus sur leur emplacement qu'un canevas formé par des fibres musculaires, mais dépourvu de noyaux; puis cette trame elle-même s'estompe et finit par s'évanouir. Les organes situés le plus près de la région de formation du pharynx sont les premiers à disparaître; c'est ainsi que le pénis, organe de taille cependant considérable, n'est plus qu'un rudiment amorphe, alors que les organes musculo-glandulaires, situés à la partie postérieure du corps, sont encore presque intacts (fig. 21); puis le canal utérin s'efface (fig. 21 et 22). Enfin, plus tard, les organes musculo-glandulaires disparaissent à leur tour (fig. 23).

Les figures 21, 22 et 23 permettent de se rendre compte de la disparition progressive des organes qui procède, comme je l'ai dit, d'avant en arrière.

c) *Epigenèse ou préformation.*

De l'étude précédente se dégage donc avec netteté le fait suivant: les mêmes cellules qui ont servi à former l'appareil copulateur peuvent, après un retour momentané à l'état embryonnaire, donner naissance à un pharynx ⁽¹⁾. Ces cellules ne sont donc pas prédestinées par leur nature même à former un organe déterminé; il semble que, chez les Planaires tout au moins, ce sont bien plutôt les rapports des cellules entre elles que la structure de chaque cellule en particulier qui déterminent leur évolution; les cellules constituent un matériel plastique, apte à former les productions les plus variées; cette totipotence des éléments va de pair avec le grand pouvoir de

(1) Il est à remarquer que pharynx et appareil copulateur ont une constitution analogue, et, sont, tous deux, principalement formés de cellules épithéliales et musculaires.

régénération de ces animaux. Et l'on peut répéter, avec CHILD (1915, p. 58) : « As the sand-bar formed in the stream under certain conditions may under others be removed and its place taken by a deep channel, and again the channel may give place to a mud flat or a beach, so the original morphological differentiation of the all may disappear and give place to other kinds of differentiation as the physiological conditions change. »

Ces observations touchent directement à l'un des plus graves problèmes que pose la constitution de l'organisme. Sans entrer dans la discussion détaillée de cette question, d'ailleurs fort complexe, rappelons seulement que les processus de la différenciation cellulaire, de même que ceux du développement ontogénique auxquels ils font suite, ont été interprétés de deux façons différentes : les uns admettent que l'ontogenèse n'est que le déroulement d'un plan qui existe déjà plus ou moins tracé dans l'œuf, et la destinée de chaque blastomère, et de chaque cellule en particulier, est irrévocablement déterminée : c'est là l'idée maîtresse des théories corpusculaires de NEGELI, de DE VRIES, de WEISMANN, etc. D'autres, au contraire (DRIESCH, O. HERTWIG, LOEB, CHILD, etc.) considèrent le développement comme étant une épigenèse, c'est-à-dire la production d'une structure diversifiée (*Mannichfaltigkeit* des auteurs allemands) à partir d'un tout primitivement homogène : les cellules se différencient, non en raison de leur constitution initiale, mais suivant leur emplacement et les rapports réciproques qui s'établissent entre elles.

Les faits de régénération sont une des preuves les plus fortes en faveur du second groupe de théories, et les observations que j'ai rapportées plus haut en sont un nouvel exemple particulièrement net. Les Planaires (et surtout les formes où prédomine la *morphallaxis*) constituent un « système harmonique équipotentiel » au sens de DRIESCH, et chaque partie isolée peut redonner un tout complet, mais de plus petites dimensions ⁽¹⁾.

(1) Nous n'avons considéré ici que le côté purement histologique de la question, et n'avons envisagé que l'évolution et les transformations successives des cellules. Mais le problème des régulations organiques soulève bien d'autres questions qui sont loin d'être résolues. C'est en se basant sur les processus de régulation (soit dans la régénération, soit dans l'ovotomie) que DRIESCH a établi son

Cet exemple montre que les théories de la préformation sont trop rigoureuses et absolues et ne sauraient s'appliquer à tous les cas ; il serait, par contre, tout aussi fâcheux de généraliser les résultats obtenus sur les Planaires ; il est toujours dangereux d'étendre une conclusion tirée de l'étude d'un seul groupe à l'ensemble des êtres vivants ; des cas de prédétermination et de spécificité cellulaire très étroite existent de façon indéniable ; là, comme en bien d'autres questions de biologie, il semble difficile d'établir une loi absolument générale ; il n'est guère possible que de préciser les limites extrêmes d'une série qui comprend tous les intermédiaires. C'est là d'ailleurs également l'opinion de plusieurs biologistes de grande valeur qui ont examiné de façon approfondie les divers aspects de la question ; je citerai, en particulier, DELAGE (1903, p. 335) et BRACHET (1917, pp. 308-309).

idée du « système harmonique équipotentiel » considérée par lui comme une des preuves du vitalisme. Sans suivre l'auteur sur ce terrain, nous devons reconnaître que les phénomènes si curieux de refonte, de remodelage, de morphallaxis n'ont encore reçu aucune explication suffisante. Les actions osmotiques mises en évidence par LOEB, STEINMANN, LLOYD, sont les moyens mais non les causes du phénomène.

CHAPITRE IV

La reproduction sexuée

SOMMAIRE. — I. Phénomènes de reproduction. 1. Accouplement 2. Cocons. 3. Epoque de ponte. 4. Développement. — II. La Régénération des glandes génitales. 1. Historique. 2. Expériences. 3. Question du soma et du germe. 4. Le développement des gonades dans l'ontogenèse et la régénération. 5. Genèse de l'état asexué. 6. Action des facteurs externes sur le développement des gonades. — III. Le déterminisme du développement des organes copulateurs. 1. Introduction. 2. Evolution des glandes génitales. 3. Le développement des organes copulateurs. 4. Premières expériences de régénération. 5. Expériences de castration. 6. Quelles sont les glandes qui interviennent ? 7. Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs. 8. Quel est le mode d'action des testicules ? 9. Conclusions.

Un précédent chapitre a traité de la multiplication agame des Planaires ; celui-ci a pour objet les phénomènes de la reproduction sexuée. Ce chapitre se divise en trois parties : un premier paragraphe est consacré à l'examen de quelques processus de reproduction : formation des cocons, époque de ponte, etc. ; un second traite du développement et de la régénération des éléments germinaux ; enfin la troisième partie a pour objet l'étude des rapports qui existent entre les gonades et l'appareil copulateur.

I. Phénomènes de reproduction

1. *Accouplement*

L'accouplement des Planaires a été observé depuis longtemps : VON BAER (1827) et DUGÈS (1828) le décrivaient déjà dans leurs travaux. Il a été récemment bien étudié par BURR (1912).

J'ai observé plusieurs fois l'accouplement de *Pl. alpina* ; mes observations sont conformes à la description qu'en donne KENNEL (1889, p 462). Les deux individus sont placés ventre à ventre, l'un sur le dos, l'autre sur le ventre, et les têtes dirigées en sens inverses ; l'accouplement est réciproque.

Je n'ai, par contre, jamais observé l'accouplement de *Pol. cornuta* qui n'a, d'ailleurs, été décrit par aucun naturaliste. J'ai obtenu de nombreux cocons en aquariums et j'ai observé, dans la nature, des milliers d'individus de cette espèce, sans jamais assister à une copulation ; j'aurais cependant été heureux d'étudier ce processus, n'eût été que pour observer le rôle, dans l'accouplement, des organes musculo-glandulaires dont la fonction est encore totalement inconnue. Il est possible qu'il y ait *autofécondation* chez cette espèce. L'autofécondation a été signalée chez plusieurs Turbellariés : chez des Maricoles [*Procerodes lobata* et *Pr. dohrni*, d'après WILHELM (1909, p. 103)], et chez divers Rhabdocœles (SEKERA, 1906 b). J'ai tenté, sur *Pol. cornuta*, des expériences qui n'ont pas donné de résultats : des jeunes ont été isolés dès la sortie du cocon, et cultivés dans des cristallisoirs séparés (de manière à éliminer toute possibilité de fécondation prématurée) ; ces animaux sont devenus sexués, mais n'ont jamais donné de cocons, quoiqu'ils aient été gardés pendant une année entière. Il faut ajouter que, réunis ultérieurement ensemble, ils sont demeurés également stériles. Cette expérience négative ne fournit donc aucune preuve certaine pour ou contre l'existence de l'autofécondation chez cette espèce.

2. Cocons

Le lieu et le mode de formation du cocon ont fait l'objet de nombreuses discussions. Parmi les auteurs qui ont récemment étudié la question, les uns comme BURR (1912) admettent que chez *toutes les espèces*, le cocon se forme dans l'atrium génital, et que l'*utérus* n'est, en réalité, qu'une *Bursa copulatrix* ; pour d'autres, au contraire (TOEDTMANN, 1913), le lieu où se forme le cocon varie suivant les espèces : chez *Dendrocœlum lacteum*, le cocon se constituerait exclusivement dans l'atrium génital, tandis que chez les *Planaria* et les

Polycelis, la formation du cocon débiterait dans l'utérus et s'achèverait dans l'atrium génital.

Je n'ai pas repris l'étude détaillée de cette question, dans l'ensemble des Paludicoles. Je mentionnerai simplement que chez les individus gravides de *Pol. cornuta* que j'ai étudiés sur coupes, le cocon était toujours situé dans l'atrium génital (fig. 24) ce qui confirme l'opinion de BURR.

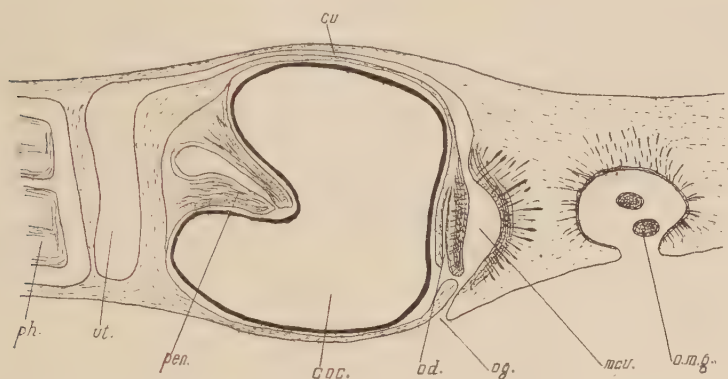


Fig. 24. — *Pol. cornuta*. Individu gravide (n° 396). Coc., cocon; od., oviducte. — o. g., orifice génital, — o. m. g., organe musculo-glandulaire. — m. c. u., renflement musculaire du canal utérin. — pen., pénis, — ph., pharynx. — ut., utérus.

O. SCHMIDT (1860, p. 33) avait déjà observé les cocons de *Pol. cornuta*, mais il se contente d'en faire mention; ils ressemblent, dit-il, à ceux des autres Planaires. VOIGT (1900) décrit à nouveau les cocons de cette espèce; il rapporte qu'ils sont libres dans la vase et non collés au substratum. Cette erreur a été depuis répétée par tous les auteurs qui ont omis de vérifier le fait par eux-mêmes: BÖHMIG (1909), STEINMANN (1911), BURR (1912). En réalité, ainsi que j'ai pu l'observer maintes fois, soit dans la nature, soit dans mes cultures, le cocon de *Pol. cornuta* est *fixé* au substratum par une goutte de sécrétion, comme chez les autres Planaires. La plupart des cocons pondus en aquarium étaient collés contre la paroi verticale du vase; il n'y a donc aucun doute à ce sujet. Ces cocons sont ellipsoïdaux et ressemblent beaucoup à ceux de *Pol. nigra*; ils mesurent 1 mm. 5 à 2 millimètres suivant leur grand axe. La couleur de

la coque (et le fait est d'ailleurs général chez les Triclades) varie profondément au moment de la ponte. Le cocon qui vient d'être pondu ainsi que celui qui est encore contenu dans le corps de la mère, est d'un blanc de lait. Environ douze heures après la ponte, il prend une belle teinte rouge orange; au bout de quelques jours la teinte fonce, passe au brun-acajou et devient finalement noirâtre. Le cocon de *Pol. cornuta* contient de 1 à 25 œufs; l'éclosion a lieu 5 à 10 semaines après la ponte.

J'ai également eu l'occasion d'observer plusieurs fois le cocon de *Pl. alpina*. Il est *fixé* au substrat, et, non libre, comme le prétend VOIGT (1892); ce cocon est brun ou acajou; il est à peu près sphérique et mesure 2 millimètres de diamètre; il renferme de 7 à 40 œufs; l'éclosion a lieu 10 semaines environ après la ponte; VOIGT (1892) indique de 8 à 14 semaines.

3. *Epoques de ponte*

La ponte a-t-elle lieu toute l'année ou ne se produit-elle qu'à certaines époques déterminées? C'est une question qui a été fort discutée, surtout à propos des « reliquats glaciaires ». Elle comprend, je crois, deux problèmes distincts; il y a lieu d'étudier, séparément, la périodicité de la ponte d'abord dans l'espèce en général, puis dans l'individu en particulier.

a) *Cycle de reproduction de l'espèce*. — VOIGT, dans son premier travail sur *Pl. alpina* (1892) admettait que la ponte n'est liée à aucune saison déterminée. Mais, dans ses études ultérieures, il prétend au contraire, que la ponte n'a lieu qu'en hiver et au printemps (1894 b, p. 170; 1901 b, p. 224); le fait que l'animal dépose ses cocons exclusivement en hiver serait un caractère de « reliquat glaciaire ». Pour *Pol. cornuta*, VOIGT (1900) admet que la reproduction sexuelle cesse pendant l'été.

Mes observations conduisent à des conclusions toutes différentes; en fait, les deux Planaires se reproduisent toute l'année, ce qui paraît d'ailleurs assez probable *a priori*, si l'on se rappelle que ces espèces vivent dans des sources ou ruisseaux dont

la température est relativement très constante dans tout le cours de l'année.

Le tableau V donne le résumé de mes observations sur *Pl. alpina*.

Tableau V. — *Planaria alpina*.

Stations	Dates	Accouplements	Cocons
Source de la Ferme de l'Etang près Pontarlier (Doubs).	11 août 1919	communs	communs
id.	13 août 1919		communs
id.	4 avril 1920		
Source près Ste-Colombe (Doubs).	24 août 1919	1 accouplement	1 cocon
id.	5 avril 1920		1 cocon
id.	20 août 1920		8 cocons
Source p. Granges-Narboz (Doubs).	13 sept. 1920	1 accouplement	2 cocons
Source près Maibuisson (Doubs).	16 août 1920	1 accouplement	
Source de Boujeons (Doubs).	8 sept. 1920		2 cocons
Source près du Brassus (Suisse).	30 août 1920	1 accouplement	
Source p. de Poiseul (Hte-Marne).	20 sept. 1921	2 accouplements	

Ces observations se rapportent presque exclusivement aux mois d'été, les seuls où j'ai eu l'occasion d'observer *Pl. alpina* dans le Jura. En tous cas, elles indiquent nettement que cette forme ne cesse pas de pondre et de se reproduire sexuellement pendant l'été; c'est d'ailleurs, ce qu'avaient déjà indiqué CHICHKOFF et ZSCHOKKE.

Le tableau VI est relatif à *Pol. cornuta*.

Il montre que *Pol. cornuta* peut se reproduire sexuellement dans tous les mois de l'année. Sur le tableau, il semble que le nombre des cocons soit plus abondant, l'hiver, aux environs de Paris, et l'été, dans le Jura; cette différence ne correspond à aucune diversité réelle; elle tient simplement à ce que mes recherches n'ont pas été poursuivies à la même époque dans les deux régions. La ponte de *Pol. cornuta* n'est certainement pas liée à la saison froide: les exemplaires que j'ai observés le 9 juillet 1921 dans la forêt de Perseigne (Sarthe) étaient parfaitement sexués et pondaient des cocons, alors que la température de l'eau du ruisseau était relativement élevée (15°).

β) *Cycle de reproduction de l'espèce.* — La maturation des gonades se produit, chez les Planaires, à intervalles réguliers,

Tableau VI. — *Polycelis cornuta*.

Stations	Dates	Cocons
Aquarium	5 fév. 1919	1 cocon
»	5 mars 1919	»
»	7 mars 1919	»
»	16 mai 1919	»
»	6 juin 1919	»
»	21 nov. 1919	»
»	5 fév. 1920	»
»	11 fév. 1920	»
»	26 oct. 1920	»
»	15 nov. 1920	»
»	20 nov. 1920	»
»	26 nov. 1920	»
»	29 nov. 1920	»
»	2 déc. 1920	»
»	3 déc. 1920	»
»	9 déc. 1920	»
»	13 déc. 1920	»
»	3 janv. 1921	»
»	4 janv. 1921	»
»	11 oct. 1921	»
<i>Environs de Paris.</i>		
Chaville	4 fév. 1919	»
»	17 fév. 1920	»
»	25 janv. 1921	»
»	7 fév. 1921	»
Saint-Rémy-lès-Chevreuse	2 mars 1919	»
»	30 mars 1920	5 cocons
»	17 avril 1920	3 —
»	15 mars 1921	1 —
<i>Normandie.</i>		
Forêt de Perseigne (Sarthe)	9 juil. 1921	1 —
<i>Jura.</i>		
Fontaine Baudry (Doubs)	10 août 1920	1 —
Granges-Narboz (Doubs)	12 sept. 1920	2 —
Longeville (Doubs)	8 oct. 1920	1 —

suyant un cycle périodique. Ce cycle a été signalé par von GRAFF chez les Planaires terrestres (1899, p. 148), mais il a été

surtout bien mis en évidence par CHICHKOFF (1892) chez *Planaria alpina*, et par STOPPENBRINK (1904, 1905) chez *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria alpina*, *Pl. gonocephala* et *Polycelis cornuta*. CURTIS (1902) décrit, chez *Pl. maculata*, un cycle de reproduction qui amènerait, à un certain moment la disparition totale des organes génitaux (y compris l'appareil copulateur). Chez aucune Planarie d'Europe, les modifications ne sont aussi profondes; seuls, les testicules et le vitellogène, après une période d'activité, reviennent à un état embryonnaire et peu différencié, pour rentrer à nouveau en activité à la période suivante.

Ce cycle découle de la constitution et de l'état des gonades et se présente comme un exemple de ces phénomènes rythmiques et périodiques qui sont si fréquents chez les êtres vivants. Ce cycle n'est pas du tout déterminé par les facteurs externes, mais, en général, dans la nature, il s'accorde plus ou moins avec les saisons. C'est ainsi que *Pl. gonocephala* est une pondeuse d'été; *Dendrocoelum lacteum* est, suivant les localités, une pondeuse d'hiver (IJIMA, 1884; STOPPENBRINK, 1904) ou une pondeuse d'été (MATTIESEN, 1904). Chez *Pl. alpina* et *Pol. cornuta* qui vivent dans des sources de température constante, il y a un cycle de reproduction pour chaque individu en particulier, mais, pour l'ensemble de l'espèce, la ponte a lieu toute l'année, comme nous l'avons vu précédemment.

Tableau VII.

Cycle de reproduction de *Planaria polychroa*.
(Nombre de cocons pondus).

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
1919	»	»	»	»	»	»	»	0	0	0	0	2
1920	2	3	3	6	12	33	30	9	0	0	0	2
							2 individus seulement					
1921	16	14	18	20	39	43	12	2	0	»	»	»

J'ai conservé, en aquarium, pendant plusieurs années, quatre individus de *Pl. polychroa*, récoltés aux environs de Paris; j'ai soigneusement compté, pendant deux ans, le nombre de cocons pondus. Le tableau VII donne les chiffres obtenus.

Ce tableau montre que la ponte commence en hiver, atteint son maximum en juin, décroît en juillet et en août, et cesse complètement en automne; il montre aussi de la façon la plus nette l'existence d'un cycle interne de reproduction qui n'est que très vaguement en rapport avec la température (tout au plus, celle-ci accélère peut-être la ponte pendant les mois chauds).

4. Développement.

Je n'ai pas repris l'étude du développement embryonnaire des Planaires qui est, en somme, bien connu grâce aux recherches de METCHNIKOFF (1883), IJIMA (1884), HALLEZ (1887), BARDEEN (1902), CURTIS (1902), STEVENS (1904), MATTIESEN (1904), FULINSKI (1916).

Je donnerai seulement quelques indications sur le développement postembryonnaire encore mal connu. On n'avait guère suivi jusqu'ici l'évolution complète d'un individu depuis sa sortie du cocon jusqu'au moment où il est capable de donner lui-même des cocons ⁽¹⁾. J'ai pu obtenir, en aquarium, plusieurs générations successives de *Pol. cornuta* et suivre ainsi tout leur développement.

La taille des jeunes vers sortant du cocon est extrêmement variable; parfois ils n'atteignent que 1 mm. de long et ressemblent à de petits fils blancs à peine visibles à l'œil nu; d'autres fois, ils mesurent 2-3 mm., et, il est aisé de les distinguer. D'ailleurs, dans une même ponte, il y a souvent des différences très considérables entre les individus jumeaux. En général, plus le nombre de jeunes sortis d'un cocon est considérable, plus leur taille est minime, et inversement. Ces faits expliquent que l'évolution des différents individus, mêmes jumeaux, n'est pas synchrone; les exemplaires de grande taille arri-

(¹) Seul, SEKERA indique (1909) qu'il a pu observer l'évolution complète de toutes les Planaires indigènes, sauf celle de *Pl. vitta*; il ne donne malheureusement aucun détail sur ces cultures.

vent plus rapidement que les petits à l'état de maturité génitale.

Les jeunes, à leur sortie du cocon, sont encore dépourvus d'éléments génitaux reconnaissables. Ils présentent les caractères suivants : grande disproportion entre le tube digestif dont les diverticules remplissent presque tout le corps et le parenchyme très réduit qui ne forme que quelques travées entre les anses intestinales ; abondance des « cellules souches » (PRENANT, 1922) ; absence ou du moins rareté des granules pigmentaires.

L'apparition d'amas de « cellules souches », premières ébauches des testicules ⁽¹⁾ qui est suivie de près par la formation des organes copulateurs, a lieu, en général, de façon précoce ; on peut noter le moment exact de cette apparition sans recourir aux coupes ; il suffit de remarquer, en arrière de la bouche, la formation d'une petite tache blanche qui indique l'ébauche de l'appareil copulateur.

Ces ébauches se montrent de façon plus ou moins précoce, suivant les individus. En voici quelques exemples : un cocon, récolté à Saint-Remy-lès-Chevreuse, le 17 avril, s'ouvre le 27 mai ; il en sort 5 jeunes ; deux individus mesurent, le 24 juin, 8 mm. de long ; étudiés sur coupes, ils présentent déjà des ébauches d'ovaires, de testicules, d'organes copulateurs et musculo-glandulaires ; cela, *moins d'un mois*, après l'éclosion. Mais il s'en faut que le développement soit toujours aussi rapide : un cocon pondu, en aquarium, le 26 octobre 1920, s'ouvre le 29 décembre et met en liberté 6 jeunes. Ces exemplaires ne présentent les premières ébauches d'organes copulateurs que le 18 avril 1921, c'est à-dire *3 mois et demi* après l'éclosion. Ces différences, exagérées par les conditions de température, sont liées à des particularités constitutionnelles et héréditaires qu'il est difficile de préciser.

L'apparition des gonades, et de l'appareil copulateur n'indique pas que la reproduction sexuée va commencer aussitôt. La période de maturation des gonades, et, en particulier, du vitellogène qui ne se développe que fort tard, dure longtemps ; ce

(1) Le « *cell lineage* » est très difficile à suivre chez les Planaires, et, même impossible chez les Triclares. La généalogie des cellules sexuelles n'a même pas pu être établie chez les Polyclades où, cependant, la segmentation est régulière (SURFACE, 1907).

n'est que 6 mois, environ, après l'éclosion que commence la ponte des premiers cocons.

Nous avons vu que chez plusieurs Planaires, et en particulier chez *Pl. polychroa*, il y a un cycle périodique de reproduction, se renouvelant chaque année. *Pol. cornuta* n'a jamais présenté, en aquarium, qu'un seul cycle de reproduction; tous les individus sont morts après la ponte (voir p. 497). En est-il de même dans la nature ? Je ne sais.

II. — La Régénération des glandes génitales.

La régénération des glandes génitales, outre sa très grande portée générale, intéresse directement le problème des rapports entre les deux modes de reproduction sexué et asexué. Aussi la place de ce chapitre est-elle tout indiquée dans le présent travail.

1. Historique.

T. H. MORGAN (1901 a, p. 185-186) sectionne, en arrière des yeux quelques individus de *Pl. lugubris* (il s'agit, en réalité d'une espèce américaine : *Pl. simplicissima* CURTIS = *Pl. foremanii* GIRARD). Il cultive les fragments antérieurs dépourvus ainsi complètement de glandes génitales, et, constate qu'au bout de quelques mois, elles ont donné des Planaires entièrement sexuées et capables de donner des cocons. Il en conclut que « new germ-cells can develop from the somatic tissues, or at least from cells not included in the old reproductive organs ».

C'est là la seule expérience cruciale qui ait été faite sur la régénération des glandes génitales chez les Planaires. Plusieurs auteurs ont constaté la régénération de glandes génitales dans des fragments contenant encore des gonades, de telle sorte que l'origine des nouvelles glandes n'est pas précisée. C'est ainsi que E. SCHULTZ (1902) a observé la régénération des testicules dans des Planaires (*Dendrocœlum lacteum*, *Pl. torva*) sectionnées par le milieu du corps. La régénération des ovaires a été

étudiée, chez *Pl. torva* par A. MONTI (1912 a) et chez *Pol. nigra* par ZWEIBAUM (1915).

J'ai cru utile de reprendre les expériences que MORGAN n'avait entreprises qu'en petit nombre, et en quelque sorte, en marge du vaste programme qu'il s'était tracé. J'ai tenu à établir, de façon définitive, la possibilité de la régénération des glandes génitales chez les Planaires. Mes résultats ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1921 b).

2. Expériences.

Mes expériences ont porté sur deux espèces : *Polycelis cornuta* et *Planaria alpina*. Les animaux sont sectionnés en avant des ovaires, et les parties céphaliques, dépourvues de glandes génitales sont cultivées et nourries. Pour être certain que les ovaires n'étaient pas contenus dans les parties céphaliques, j'ai fixé et débité en coupes sériées les parties postérieures, de manière à m'assurer qu'elles renfermaient bien toutes les glandes génitales. Je n'ai pas tenu compte des pièces céphaliques où il pouvait subsister des fragments d'ovaires.

a. Expériences sur Pol. cornuta. — Une première expérience, commencée le 5 août, a porté sur 10 individus. Les fragments céphaliques qui ne mesurent guère que 0 mm. 5 à 2 mm. sont cultivés et nourris; 5 fragments antérieurs régénèrent. Le 26 septembre, l'un des individus est fixé; il possède deux petits ovaires, mais pas encore de testicules. Les quatre autres Planaires sont fixées le 21 décembre (4 mois 1/2 après l'opération). Chez toutes, il existait des ovaires ⁽¹⁾, des testicules assez nombreux et des ébauches plus ou moins avancées d'organes copulateurs et musculo-glandulaires.

Une autre expérience, commencée le 26 octobre, a fourni des résultats moins nets, car plusieurs morceaux antérieurs devaient contenir des fragments d'ovaires (ainsi que je m'en suis assuré en débitant en coupes les parties postérieures), et je n'ai pu en tenir compte. Cependant un fragment certainement asexué a donné un individu normal qui, fixé le 11 avril

(1) Ces observations sont en contradiction avec celles de ZWEIBAUM (1915) qui prétend que les fragments mesurant moins de 3 mm. ne régénèrent pas d'ovaires.

de l'année suivante (5 mois 1/2 après l'opération) présentait des ovaires, des testicules et des ébauches d'organes copulateurs.

Ces expériences sont encore complétées par les observations que nous rapporterons au chapitre V (p. 479) : des fragments postérieurs de Planaires produits par scissiparité, et ne contenant pas d'éléments génitaux, sont capables de donner des Planaires complètement sexuées.

β. *Expériences sur Pl. alpina*. — *Pl. alpina* semble, au premier abord, plus favorable que l'espèce précédente, pour ce genre d'expériences. Les ovaires se trouvent, en effet, assez loin de l'extrémité antérieure, et, il est possible d'obtenir des fragments antérieurs asexués de taille relativement considérable ; malheureusement la mortalité de ces fragments est fort grande et contrebalance les avantages que présente par ailleurs cette espèce. Cependant, j'ai pu observer un cas bien net de régénération des gonades : un fragment antérieur isolé le 24 août a donné une petite planaire qui, fixée le 13 décembre (3 mois et demi après l'opération) possédait des ovaires, des testicules et un appareil copulateur assez différencié.

3. Question du soma et du germen

Les expériences de T.-H. MORGAN et les miennes montrent que, chez les Planaires, la régénération des glandes génitales peut se produire à partir d'éléments non différenciés sexuellement.

Mais quels sont ces éléments ?

Toutes les recherches sur l'embryogénie et la régénération des Planaires ont établi que, chez ces organismes, la plupart des organes, y compris les gonades, proviennent de cellules souches ou « *Stammzellen* » (IJIMA, KELLER, CURTIS, E. SCHULTZ, MATTIESEN, P. LANG, ZWEIBAUM, M. PRENANT, etc.).

Mais on avait confondu jusqu'ici, sous le nom de *Stammzellen*, deux catégories d'éléments que M. PRENANT a le premier distinguées dans son travail sur le parenchyme des Plathelminthes (1922). Il distingue deux sortes de cellules libres du parenchyme que l'on reconnaît à leur chondriome : les unes possédant un petit nombre de grosses mitochondries sont les

cellules souches proprement dites ; elles dérivent directement des blastomères et représentent des cellules embryonnaires, indifférenciées, capables d'évoluer dans des sens divers ; ce sont elles, en particulier, qui donnent naissance aux éléments génitaux. Les autres, caractérisées par de nombreux chondriothèques, fins et courts, sont des cellules différenciées dans le sens somatique, incapables de revenir à l'état sexuel. Les cellules souches ont donc conservé la totalité du « plasma germinatif » au sens de WEISMANN. Ainsi la régénération des gonades, chez les Planaires, n'a pas lieu à partir de tissus somatiques mais à partir d'éléments indifférenciés ayant conservé leurs caractères et leurs potentialités embryonnaires. Ces expériences de régénération qui, au premier abord semblent infirmer la théorie de WEISMANN, la confirment au contraire quand on les interprète soigneusement.

Ceci dit, je crois, cependant, que la régénération des glandes génitales ne constitue pas un processus absolument spécial et tout à fait à part ; ce n'est qu'un cas particulier du phénomène très général de la régénération. Là, où il existe des tissus indifférenciés et à caractères embryonnaires (quelle que soit leur origine précise), le pouvoir de régénération est, en général, très étendu, et dans certains cas, la régénération des glandes génitales est alors possible. La régénération des gonades marque seulement le point le plus élevé du pouvoir de régénération, mais elle ne constitue pas un processus spécial.

Cette conclusion ressort, non seulement de l'étude des Planaires, mais de l'examen des autres groupes du règne animal.

Les *Cœlentérés* ont servi à WEISMANN (1883) à établir sa théorie du plasma germinatif, et, il a cru que, chez ces organismes, la lignée germinale s'isolait de façon très précoce, et était reconnaissable pendant tout le cours du développement. Mais les recherches récentes, loin de confirmer cette théorie, ont apporté contre elle des arguments extrêmement forts. La théorie de WEISMANN ne peut plus guère être défendue qu'à propos de quelques formes possédant des « cellules interstitielles », cellules indifférenciées, à caractères embryonnaires et dont dérivent les différents éléments, y compris les gona-

des : telles sont l'Hydre d'eau douce [d'après les travaux de SCHNEIDER (1890), de BRAUER (1891), de TANNREUTHER (1908), de WAGER (1909), et *Cordylophora* (MORGENSTERN, 1901)]. Mais chez les autres Hydrozoaires, les études récentes et très approfondies de GOETTE (1907) et de HARGITT (1913-1919) ont montré — de façon définitive, semble-t-il — que les éléments sexuels ne se forment que fort tard, et à partir de cellules déjà différenciées, tantôt ectodermiques, tantôt endodermiques. Il semble que, chez les Cœlentérés, la différence entre soma et germen, ne soit pas nettement établie. C'est ce qui explique que la régénération des gonades soit possible, comme l'a constaté DRIESCH (1896, p. 434) chez *Tubularia*.

Chez les *Platodes*, les conditions sont, en général, à peu près les mêmes que chez les Planaires : les glandes génitales dérivent de cellules embryonnaires du parenchyme, comme l'ont, en particulier, établi RICHARDS (1911) et R.-T. YOUNG (1919) pour les Cestodes. CHILD (1907) a décrit la formation de cellules germinales, chez les Cestodes, à partir de cellules musculaires dédifférenciées, mais le fait paraît discutable (R.-T. YOUNG, 1919).

Chez les Annélides, la régénération des glandes génitales est possible, dans certains cas : chez *Criodrilus* (JANDA, 1912, 1918 ; TIRALA, 1912) et probablement aussi chez *Lumbriculus*. Dans ce cas également, les glandes génitales dérivent des cellules péritonéales qui, à l'instar des « cellules souches » des Planaires sont probablement des cellules indifférenciées, embryonnaires.

Enfin, chez les Tuniciers, E. SCHULTZ a décrit (1907, p. 518) la régénération des gonades chez *Clavellina* à partir de cellules du mésenchyme.

Tous ces cas sont, comme on le voit, très analogues. Dans tous les groupes ci-dessus mentionnés (en exceptant les Cœlentérés *pro parte*), il existe une réserve d'éléments plus ou moins indifférenciés, à caractères embryonnaires (cellules interstitielles, péritonéales, mésenchymateuses, *Stammzellen*, etc.) qui sont capables de donner les éléments les plus divers, y compris les glandes génitales. La présence de ces tissus indifférenciés et totipotents est, en général, corrélative d'un grand pouvoir de régénération. Quand ce pouvoir de régénération

est très étendu, la régénération des gonades est possible ; elle ne constitue qu'une manifestation particulière du phénomène très général de la régénération et non un processus spécial.

Dans les phylums plus spécialisés, les Arthropodes ⁽¹⁾, et les Vertébrés, en particulier, la différenciation des tissus est poussée beaucoup plus loin, et le pouvoir de régénération très limité ; aussi la régénération des gonades est-elle impossible, même si la castration a été pratiquée à un âge très précoce, chez la larve (Oudemans, Kellog, Meisenheimer, Kopec) ou même dans l'œuf (Hegner).

Il semble donc qu'en passant en revue les différents organismes, depuis les Cœlentérés (et, mieux encore, depuis les Protistes, où soma et germen sont forcément confondus) jusqu'aux Arthropodes, on puisse établir une série continue où la distinction entre soma et germen (et la possibilité de la régénération des gonades qui n'en est que le corollaire) peu nette et imprécise au début, s'accroît de plus en plus jusqu'à ce que les deux constituants deviennent presque totalement indépendants et apparaissent comme deux organismes différents emboîtés l'un dans l'autre ⁽²⁾.

Cette conception éclectique me paraît préférable aux théories intransigeantes de Weismann et de Hegner (1914) qui retrouvent dans tous les organismes un plasma germinatif indépendant et autonome, ou à celle de Hargitt (1919, p. 48) qui prétend, au contraire, qu'il n'y a jamais aucune différence entre soma et germen.

Comme l'étude de la spécificité cellulaire nous l'avait déjà fait sentir, cet exemple nous montre à nouveau qu'il est difficile au biologiste de formuler des lois rigoureuses s'appliquant à tous les groupes, et qu'il ne lui est guère permis que d'établir les limites d'une longue série comprenant tous les intermédiaires.

(1) Cependant, chez le très curieux Copépode parasite, *Xenocaloma brumpti*, Caullery et Mesnil (1919, p. 230), pensent que les testicules se forment à partir de tissus purement somatiques.

(2) Le cas le plus remarquable, à cet égard, est celui des Cobayes à qui l'on a greffé des ovaires d'une variété différente et qui donnent des jeunes du type germinifère et non somatique (Castle et Phillips, 1911, 1913).

4. Le développement des gonades dans l'ontogenèse et la régénération

Au point de vue histologique, il semble bien établi que les gonades proviennent, aussi bien dans l'ontogenèse que dans la régénération, de certaines cellules du parenchyme, les cellules souches ou *Stammzellen*. L'évolution de ces *Stammzellen* en cellules germinales a été bien étudiée par M. PRENANT (1922). Je n'y reviendrai pas.

Mais, au point de vue physiologique, il n'est pas sans intérêt de remarquer que la régénération des glandes génitales se fait beaucoup plus lentement (4 à 5 mois) que le développement de celles-ci chez des individus produits par voie sexuée (1 à 3 mois). Et, non seulement, la régénération des glandes génitales est fort lente, mais, encore, elle n'aboutit pas toujours à la production d'organes entièrement achevés et capables de fonctionner. MORGAN a constaté que des *Pl. lugubris* ayant entièrement régénéré leurs glandes génitales ont pondu des cocons. Je n'ai jamais pu obtenir ce résultat avec *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Les Planaires issues de fragments agames et devenant ultérieurement sexuées n'ont jamais donné de cocons (voir, p. 481, en note).

Les Planaires marquent donc le point où la régénération des gonades est encore possible, mais où elle devient déjà lente et difficile, et, parfois incomplète.

5. Genèse de l'état asexué.

Les observations précédentes permettent de rendre compte d'une particularité très répandue chez les Planaires scissipares. De façon très générale, les espèces qui se multiplient par division sont normalement asexuées et ne possèdent que rarement des organes génitaux. Ce fait doit être considéré comme une conséquence de la reproduction agame et s'explique de la façon suivante : chez les formes où est apparue la multiplication par division, la régénération des gonades dans les fragments postérieurs devient difficile, dans quelques cas impossible. La régénération des glandes génitales est encore assez

aisée chez *Pol. cornuta*. Elle est plus difficile chez *Pl. alpina* ; j'ai obtenu, dans mes cultures, des individus de cette espèce, produits par multiplication asexuée, atteignant parfois une fort grande taille (jusqu'à 16 mm.) mais dépourvus de tout élément sexuel différencié ; ces exemplaires constituent une race complètement asexuée et comparable biologiquement à certaines espèces comme *Pl. subtentaculata* où les sexués sont inconnus. Chez *Pl. citta*, cette régénération paraît très difficile, et les individus sexués sont d'une grande rareté (VANDEL, 1921 d). Chez *Pl. subtentaculata*, la régénération des gonades semble devenue tout à fait impossible, et, les organes sexuels sont encore inconnus chez cette espèce (VANDEL, 1921 d). Les Planaires de l'Amérique septentrionale (les seules qui, en dehors d'Europe, aient été étudiées suffisamment au point de vue biologique) offrent des exemples analogues : *Pl. maculata* est représentée par plusieurs variétés (ou espèces ?) dont les unes présentent une alternance de générations sexuées et asexuées (CURTIS, 1902), tandis que d'autres paraissent exclusivement asexuées (HYMAN, 1920). *Pl. dorotocephala* est toujours asexuée dans la nature ; cependant CHILD (1915, p. 125) a pu obtenir, au laboratoire, quelques animaux sexués. *Pl. velata* est aussi toujours asexuée, et, CHILD (1915, p. 131) a vu seulement quelques individus avec des ovaires et des testicules, mais sans appareils copulateurs.

Le cas des Planaires scissipares dont on retrouve, d'ailleurs l'analogie chez beaucoup d'animaux à reproduction agame (*Lumbriculus*, *Ctenodrilus*, etc.) ne saurait mieux se comparer qu'à celui de certaines plantes cultivées depuis longtemps par bouture et qui ont perdu la propriété de former des graines (ou, au moins, des graines fertiles) ; telles sont, par exemple, la Canne à sucre (DE VILLÈLE et BORDAGE, 1897, p. 3 et 12), le Bananier, l'Ananas, la Patate (*Ipomœa Batatas*) ⁽¹⁾, etc. Nous ne croyons plus, à l'exemple de BERNARDIN DE SAINT-PIERRE ⁽²⁾, que si les ananas, les bananes, le fruit à pain, sont dépourvus de semences, c'est par un effet de la complaisance de la nature qui n'a pour objet que le bonheur de l'homme et qui a voulu

⁽¹⁾ Et aussi, paraît-il, la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*) dans certaines régions.

⁽²⁾ Etudes de la Nature. Etude VI.

produire ainsi en ces fruits une surabondance d'aliments au détriment de leurs graines. Chez ces plantes, comme chez les Planaires, l'état asexué est une conséquence de la reproduction agame qui a rendu très difficile ou même parfois impossible la régénération des éléments germinaux.

6. Action des facteurs externes sur le développement des glandes génitales

On a souvent attribué à la température un rôle important dans le développement des glandes génitales. La température déterminerait, d'après VOÏET (1900), le mode de reproduction, sexué ou asexué, de *Pol. cornuta*. STEINMANN (1906) indique comme température optima de reproduction : pour *Pl. alpina*, 5 à 6°, comme limites extrêmes, 4°5 à 9°; pour *Pl. gonoccephala*, 13-17°. THIENEMANN (1912) admet comme limites pour la reproduction sexuelle : 0-24° pour *Pl. gonoccephala*, 0 à 15° pour *Pol. cornuta*, 3 à 12° pour *Pl. alpina*. Moi-même, dans une note préliminaire (1919 b), j'annonçais qu'entre 5 et 10°, *Pol. cornuta* devenait sexuée, tandis qu'entre 10 et 16°, le développement des glandes génitales était arrêté, et que l'espèce se reproduisait par division.

En réalité, les faits sont loin d'être aussi simples que je l'avais cru lors de mes premières expériences. L'évolution des gonades est avant tout déterminée par des facteurs héréditaires. De jeunes individus deviennent très rapidement sexués, même à une température de 17 à 18°, presque à la limite où se produisent les phénomènes pathologiques, tandis que chez d'autres (et, c'est le cas, en particulier, pour les individus produits par voie scissipare) le développement des glandes génitales est extrêmement lent et difficile, alors même qu'ils sont cultivés aux températures les plus favorables. Nous reviendrons, d'ailleurs, sur cette question dans le dernier chapitre de ce travail.

L'action de la température sur le développement des gonades est, en fait, très difficile à mettre en évidence. Comme nous l'avons vu, les jeunes sortant du même cocon et par conséquent jumeaux sont très différents les uns des autres, et leur évolution particulière varie considérablement. Il est impossible,

dans ces conditions, d'obtenir des résultats concluants; on ne peut savoir, au juste, si un développement plus rapide reconnaît pour cause une influence externe ou n'est que la manifestation d'une particularité héréditaire. Aussi n'ai-je pu obtenir de conclusions nettes sur ce sujet.

ZWEIBAUM soutient dans un travail récent (1915), que certains corps, tels que CaCl_2 , FeCl_3 , HCl , accélèrent la régénération des gonades, alors que d'autres, comme le sublimé la retardent. J'ai repris ces expériences, en particulier avec le chlorure de calcium, mais sans obtenir de résultats positifs. Il serait nécessaire de reprendre ces expériences sur une très vaste échelle, afin d'éliminer les idiosyncrasies et les particularités héréditaires qui troublent complètement les résultats des observations.

D'ailleurs, il est infiniment probable que l'action des facteurs externes n'exerce ici, comme dans tous les phénomènes vitaux (et comme nous l'avons montré, en particulier, pour la scission) qu'une action accélératrice ou inhibitrice, mais que la nature même de la réaction est déterminée par la constitution de l'individu.

III. Le déterminisme du développement des organes copulateurs

1. Introduction

La plupart des biologistes (CAULLERY, 1913; GOODALE, 1916, etc.) distinguent, en général, trois catégories de caractères sexuels : 1) les caractères sexuels primaires représentés par les gonades, testicules ou ovaires, et qui sont la caractéristique essentielle et fondamentale du sexe ; 2) les caractères sexuels accessoires représentés par les organes annexes des glandes génitales, conduits évacuateurs, glandes diverses, etc. ; 3) les caractères sexuels secondaires proprement dits, qui comprennent tous les autres caractères sexuels.

Les Planaires, animaux hermaphrodites, ne possèdent naturellement pas de caractères appartenant à la troisième catégorie. Mais les organes copulateurs (et musculo-glandulaires,

chez *Pol. cornuta*)⁽¹⁾ se forment, comme nous le verrons plus loin, tout à fait indépendamment des gonades, et ce n'est que plus tard que s'établissent les connexions entre les deux groupes d'organes. On peut donc les considérer, chez les Planaires tout au moins, comme de véritables caractères sexuels secondaires. C'est, d'ailleurs le nom que leur donne déjà E. SCHULTZ (1904, p. 566).

Y a-t-il chez les Planaires un rapport causal entre les gonades et le développement de ces organes, analogue à celui qui existe entre les glandes génitales et les caractères sexuels secondaires des Vertébrés ? Question à laquelle les expériences relatées ci-dessous apporteront, j'espère, quelque lumière.

On ne trouve dans la bibliographie aucune donnée précise sur le rapport entre gonades et organes copulateurs chez les Planaires. Mais l'on y rencontre quelques indications qui, éclairées et interprétées à l'aide des expériences que j'ai entreprises, prennent quelque signification.

1) Dans l'ontogenèse, l'appareil copulateur se développe toujours après l'apparition des premières ébauches des gonades. Mais, on sait que le *post hoc, propter hoc* n'a pas grande valeur au point de vue scientifique.

2) Chez des animaux privés de nourriture depuis longtemps, on constate (E. SCHULTZ, STOPPENBRINK, BERNINGER, LLYOD) que les organes copulateurs disparaissent assez rapidement, tandis que les gonades persistent longtemps, presque jusqu'au moment de la mort. Mais il est difficile de séparer, dans ce cas, l'action de la faim et l'influence de la dégénérescence des gonades.

3) Les faits, peut-être les plus suggestifs, sont ceux que rapporte CURTIS (1902) à propos du cycle évolutif de *Pl. maculata*. Cette espèce américaine présente une alternance de générations sexuées et asexuées qui s'accompagne d'une disparition périodique de la totalité des glandes génitales. La disparition des gonades est suivie de près par celle de l'appareil copulateur ; dans l'évolution inverse, la formation des gonades précède au contraire l'apparition de l'appareil copulateur. Une Planaire

(1) Les organes musculo-glandulaires de *Pol. cornuta* dont le rôle et la signification sont encore énigmatiques (voir VANDEL, 1921 d) se comportent absolument comme l'appareil copulateur.

australienne, *Pl. graffi* (A. WEISS, 1910) semble présenter un cycle analogue, mais il est encore mal connu.

Ces faits sont intéressants, mais à eux seuls, ils ne suffisent pas à établir le rapport causal qui existe entre les gonades et l'appareil copulateur, relation qui n'avait, d'ailleurs, été nullement soupçonnée par aucun des auteurs précités.

Je me suis efforcé de mettre en évidence ce rapport par quelques expériences démonstratives. L'étude de chaque organisme, comme celle de chaque problème biologique requiert des méthodes spéciales ; les procédés employés généralement pour étudier la question des caractères sexuels secondaires chez les Vertébrés (castration, transplantations, injections, etc.), ne peuvent guère être employés pour les Planaires. Par contre, le pouvoir de régénération très développé des Turbellariés, m'a permis d'aborder cette question par une toute autre voie.

Mes expériences ont porté sur *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Les premiers résultats de ces recherches ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1920 a). Ils ont été complétés depuis.

Avant d'aborder le problème principal, je donnerai quelques indications sur l'évolution des gonades et le développement de l'appareil copulateur qui sont nécessaires à l'intelligence de ce qui va suivre.

2. Evolution des glandes génitales

L'évolution des glandes génitales a été déjà souvent étudiée (voir en particulier STOPPENBRINK, 1904, 1905). Je n'en dirai ici que quelques mots.

Ce sont les ovaires et les testicules qui apparaissent en premier lieu. Les testicules jeunes, constitués tout d'abord exclusivement par des spermatogonies, forment des masses pleines sans aucune cavité ; ces « testicules pleins » correspondent soit à des stades jeunes, soit à des stades de repos sexuel ; ultérieurement, ils entrent en activité, et l'on trouve, en allant de la périphérie vers le centre, les différents stades caractéristiques de la spermatogenèse. Le vitellogène ne se développe que beaucoup plus tard ; il forme d'abord des cordons cellulaires pleins ; les éléments cellulaires se chargent ensuite de réserves

et augmentent de volume ; le développement du vitellogène marque l'époque de la maturité sexuelle et le moment où commence la ponte. Le vitellogène disparaît presque complètement lors des périodes de repos sexuel.

3. Le développement des organes copulateurs

J'ai été amené à reprendre en détail l'étude du développement des organes copulateurs de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*. Les stades successifs de ce développement m'ont, en effet, servi d'échelle pour mesurer l'action des différents facteurs sur l'évolution de ces organes.

Le développement de l'appareil copulateur avait déjà fait l'objet de quelques recherches. LIMA (1884) reconnaît l'origine indépendante et autonome de l'appareil copulateur et signale que la première cavité qui apparaît représente l'atrium génital. CURTIS (1902), chez *Pl. maculata*, insiste également sur l'origine tout à fait indépendante des gonades et de l'appareil copulateur et sur leur réunion tardive. E. SCHULTZ (1902) étudie la régénération de l'appareil copulateur de *D. lacteum* ; il décrit la formation indépendante des trois ébauches de l'appareil copulateur (atrium, utérus, pénis) qui ne se réunissent que plus tard. MATTIESEN (1904) donne quelques indications sur l'ontogenèse de l'appareil copulateur de *Pl. polychroa* ; il n'admet pas, comme SCHULTZ, la formation indépendante de cavités qui ne se réunissent qu'ultérieurement, mais il décrit des formations pleines qui bourgeonnent à partir d'un massif central (atrium) et qui se creusent ultérieurement (pour donner le pénis et l'utérus).

Ces quelques indications n'étaient pas suffisamment précises et détaillées pour remplir le but que je me proposais, d'autant qu'elles se rapportaient à des espèces différentes de celles sur lesquelles portaient mes recherches. Aussi j'ai repris l'étude de ce développement chez *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Il n'y a pas de différences marquées dans l'évolution de ces organes, qu'on l'étudie, soit dans la régénération, soit dans l'ontogenèse. Cependant ce processus est assez variable dans les détails, et les stades équivalents ne sont pas toujours exactement semblables.

Polycelis cornuta. J'ai distingué pour la facilité de l'étude, 8 stades successifs.

Stade I. — Il existe, en arrière de la bouche, une région qui sur les coupes présente un aspect triangulaire : elle est limitée, en avant, par la cavité pharyngienne, latéralement par les troncs digestifs postérieurs. C'est dans cette zone remplie de parenchyme, et, dépourvue de ramifications digestives qu'apparaissent les organes copulateurs. Des cellules souches se



Fig. 25. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade I.

rassemblent dans cette région, et, constituent une masse de prolifération à peu près sphérique (fig. 25).

Stade II. — Au milieu de ce massif cellulaire, primitivement plein, apparaît une cavité (fig. 26); elle résulte de la délamination qui se produit entre les cellules situées au centre du massif; ces cellules se disposent de manière à former un épithélium autour de la cavité; cette cavité représente l'*atrium masculinum* (*am*; on sait que chez *Pol. cornuta*, l'atrium génital se divise nettement en un *atrium masculinum* et un *atrium genitale commune*). En même temps, le massif cellulaire, d'abord sphérique, prend une



Fig. 26. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade II.

forme allongée. Quelque peu en arrière, apparaît un autre massif cellulaire (*m. g.*), comparable à celui que nous avons décrit au stade I, mais plus petit; c'est la première ébauche de la poche à organes musculo-glandulaires⁽¹⁾.

Stade III. — Ce stade comprend deux étapes.

(1) Que je désignerai dorénavant par l'abréviation *o. m. g.*

a) Du massif cellulaire se détache une prolifération pleine qui se dirige vers le haut et en avant (fig. 27).

b) La prolifération pleine s'individualise et n'est plus réunie au massif central que par un cordon cellulaire plein. Le massif central est creusé d'une cavité qui, comme nous l'avons vu, représente l'*atrium masculinum*



Fig. 27. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade III a.

(*am.*); dans l'autre massif cellulaire apparaît aussi une petite cavité (fig. 28, a. c) qui deviendra, par la suite, l'*atrium genitale commune*. Les deux régions de l'atrium ont ainsi une origine distincte.

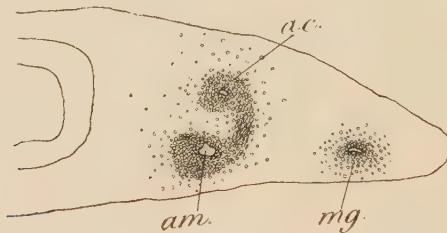


Fig. 28. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade III b.

Le massif *m. g.* se fissure et à son intérieur apparaît une cavité.

Stade IV. — Ce stade est caractérisé par les deux processus suivants :

1) Les cellules embryonnaires qui forment l'appareil copulateur commencent à se différencier; les cellules qui limitent les cavités se disposent en épithéliums, tandis que les cellules situées plus profondément se transforment en éléments musculaires qui donneront les couches musculaires de l'appareil copulateur; les fibres musculaires encore peu différenciées se colorent, sur les préparations, en rose par l'éosine, et non en noir par l'hématoxyline, comme les fibres adultes.

2) Ce stade est, en outre, caractérisé par l'apparition de deux nouveaux diverticules : l'un représente l'ébauche du canal utérin (fig. 29, *ut.*); il se creuse d'une cavité qui se met en relation avec l'*atrium genitale commune*; l'autre est l'oviducte (fig 29, *od.*) dans lequel se forme, par délamination un canal qui débouche aussi dans l'*atrium genitale commune*.

La cavité de la poche à *o. m. g.* s'élargit, se borde d'un épithélium, et, acquiert une couche musculaire en fer à cheval

Stade V. — L'ébauche de l'organe copulateur s'allonge dans le sens antéro-postérieur; le canal utérin s'accroît dans la même direction.

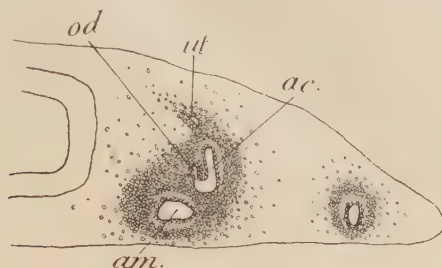


Fig. 29. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade IV.

Ce stade est caractérisé par l'apparition, en avant de l'*patrium masculinum* d'une petite cavité sphérique; c'est l'ébauche de la *cavité pénienne* (fig. 30, *p.*). C'est une formation autonome, ainsi que l'a bien décrit SCHULTZ, sans rapport initial avec les autres cavités.

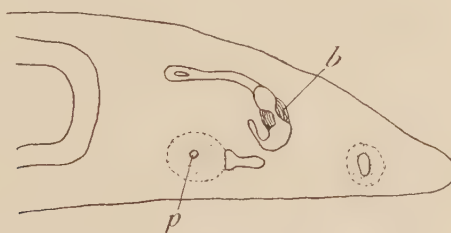


Fig. 30. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade V.

En même temps, un bourrelet musculaire (fig. 30 *b*) vient rétrécir le point d'abouchement du canal utérin avec l'*patrium genitale commune*. C'est

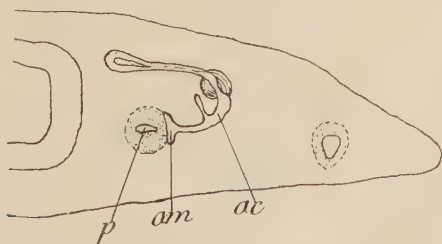


Fig. 31. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade VI a.

l'ébauche du sphincter musculaire qui se trouve à la base du canal utérin et qui constitue, comme nous l'avons vu, une des caractéristiques de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.

La poche à *o. m. g.* s'est peu modifiée à ce stade.

Stade VI. — Ce stade peut être subdivisé en deux étapes :

a) Ce stade est caractérisé par la forme en T que prend l'*atrium masculinum* (fig. 31, *am.*) et qui est due au refoulement qu'exerce sur lui le massif pénien (*p.*) situé juste en avant. L'*atrium genitale commune* (*ac.*) se met alors en communication avec l'*atrium masculinum* (*am.*).

b) Un peu plus tard, l'ébauche pénienne continuant à s'accroître, l'*atrium masculinum* prend la forme d'un croissant (fig. 32). La cavité pénienne

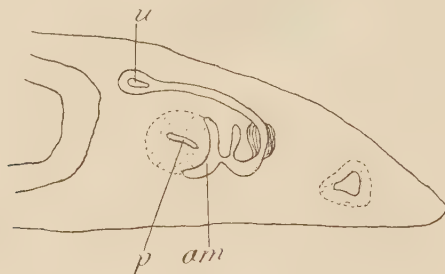


Fig. 32. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*
Stade VI *b.*

s'agrandit ; le canal utérin s'est considérablement allongé et s'est renflé à son extrémité en une petite vésicule qui deviendra ultérieurement l'utérus (*u.*).

La poche à *o. m. g.* s'agrandit et devient triangulaire.

Stade VII. — Ce stade est essentiellement caractérisé par la différenciation du pénis (fig. 33 *p.*), et l'ouverture de la cavité pénienne dans l'*atrium masculinum*.

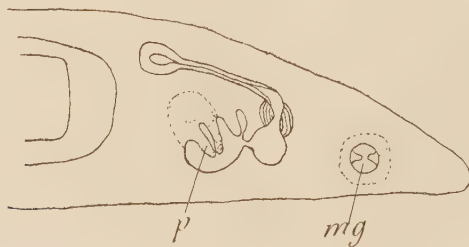


Fig. 33. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade VII.

La poche à *o. m. g.* acquiert les deux papilles caractéristiques de cet organe.

Stade VIII. — L'orifice génital se perce et les différentes parties acquiè-

rent l'aspect définitif qu'elles présentent chez l'adulte (que l'on peut considérer comme représentant un stade IX).

Les gonades et l'appareil copulateur dont l'évolution était jusqu'ici tout à fait indépendante, se mettent en relation par les oviductes et les canaux déférents. Cette formation autonome des deux parties de l'appareil génital nous permet d'assimiler, comme nous l'avons fait plus haut, l'appareil copulateur (et musculo-glandulaire) à un véritable caractère sexuel secondaire.

Planaria alpina. — J'ai distingué six stades successifs :

Stade I. — Il est très comparable à celui de *Pol. cornuta*. Une accumulation de cellules souches vient former un amas sphérique dans l'espace parenchymateux, situé en arrière de la bouche (fig. 34).

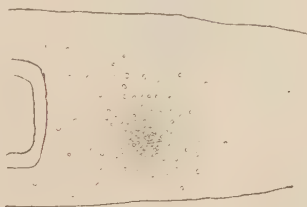


Fig. 34. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade I.

Stade II. — Au milieu de cet amas cellulaire, apparaît une cavité (fig. 35); les cellules qui bordent la cavité se disposent en épithélium. Cette cavité représente la première ébauche de l'*atrium génital* (la division de l'*atrium*

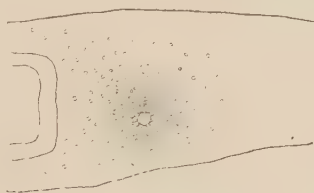


Fig. 35. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade II.

génital de *Pl. alpina* n'est qu'une formation secondaire et ne correspond pas, comme chez *Pol. cornuta*, à une dualité primordiale).

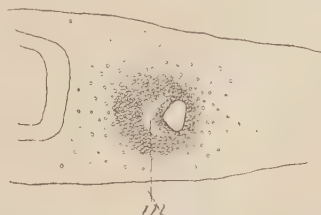


Fig. 36. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade III.

Stade III. — Une couche musculaire en forme de croissant (fig. 36 *m*) se différencie en avant de la cavité atriale ; les fibres musculaires embryonnaires se colorent en rose par l'éosine

Stade IV — Une prolifération cellulaire (fig. 37 *p.*) fait saillie à la partie antérieure de la cavité atriale ; elle représente l'ébauche de la papille pénienne : la couche musculaire forme autour de la cavité atriale, la puissante gaine du pénis, caractéristique de cette espèce (fig. 37 *m.*).

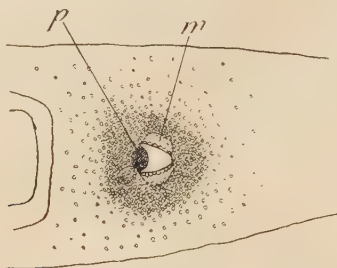


Fig. 37. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina* Stade IV.

Stade V. — La bande musculaire de la gaine du pénis (fig. 38 *m.*) s'est encore renforcée ; sur coupe elle présente un aspect d'*asters*.

La papille pénienne s'allonge (fig. 38 *p.*). Un cordon cellulaire, d'abord plein, mais qui se creusera ultérieurement, se forme dans la région dorsale de l'ébauche copulatrice (fig. 38 *ut.*) ; c'est le futur canal utérin. Une autre prolifération pleine réunit, à ce moment, l'atrium et la paroi du corps ; c'est l'ébauche du canal génital et de son orifice (fig. 38 *g.*).

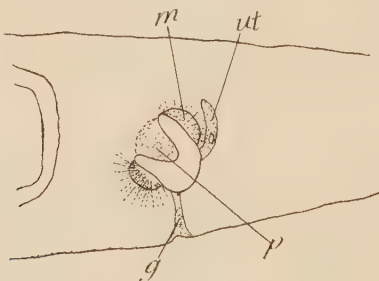


Fig. 38. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade V.

Stade VI. — Ce stade est caractérisé par l'allongement et le creusement de la papille pénienne, et, l'achèvement des différentes parties de l'appareil copulateur.

4. Premières expériences de régénération.

Le procédé employé dans mes premières expériences est le suivant : je choisis des individus sexués et je les sectionne en arrière de la bouche, et en avant de l'appareil copulateur. J'étudie ensuite la régénération dans les deux fragments, antérieur et postérieur⁽¹⁾. J'ai décrit plus haut (p. 424) la régénération des fragments postérieurs. Je n'ajouterai ici que quelques mots ; la disparition rapide des organes copulateurs est due, principalement, aux phénomènes de régulation, de remodelage, de *morphallaxis* qui ont lieu dans ces parties ; mais elle est encore, peut être, activée par l'absence complète de glandes génitales et de stimuli qu'elles peuvent fournir. C'est ce qu'indique l'observation suivante : un très gros individu de *Pol. cornuta*, en pleine maturité génitale, est sectionné le 15 janvier, suivant le procédé indiqué plus haut. A l'opposé de ce qui a lieu d'ordinaire, le fragment postérieur détaché de cet individu, conserve ses organes copulateurs et musculo-glandulaires, et redonne directement une Planaire parfaitement sexuée. Je fixe cet individu le 21 mars (65 jours après l'opération) et je constate, sur coupes, qu'il renferme de nombreux testicules en pleine activité. Cette anomalie est ainsi facile à expliquer : ce fragment postérieur de taille considérable contenait des gonades (ce qui n'a pas lieu d'ordinaire) et les réserves cellulaires étant abondantes, les nouveaux organes ont pu se former sans que tous les testicules fussent détruits ; les testicules subsistant, l'appareil copulateur a, lui aussi, persisté.

Mais l'examen du tronçon antérieur est particulièrement instructif. La régénération des organes copulateurs (et musculo-glandulaires dans le cas de *Pol. cornuta*) à l'intérieur de la partie postérieure du corps nouvellement reformée est très rapide. Le développement de ces appareils est déjà ébauché au bout de quinze jours ; il est presque terminé un mois environ après l'opération. Le tableau VIII résume les principaux résultats des expériences.

(1) La régénération de tels fragments a déjà été étudiée par STEINMANN (1908), chez *Procerodes segmentata* et par LLOYD (1914) chez *Gunda ulvæ*, mais ils n'en ont tiré aucune conclusion relative au sujet qui nous occupe.

Tableau VIII.

N ^o	Espèce	Durée de la régénération (en jours)	Température	Etat des testicules	Etat du vitellogène	Stade de régénération de l'ap. copul.
129	<i>P. cornuta</i>	42	16-18°	Mûrs	Jeune	VII
133	—	26	10-12°	—	Mûr	VI <i>b</i>
134	—	—	—	—	—	VII
139	—	37	—	Jeunes	0	VI
140	—	—	—	Très jeunes	—	0
141	—	45	—	Mûrs	Mûr	I
142	—	18	—	—	—	—
567	—	25	9-13°	—	—	VI <i>b</i>
568	—	—	—	—	—	—
569	—	—	—	—	—	—
570	—	—	—	—	—	VI
571	—	—	—	Jeunes	0	III <i>b</i>
572	—	—	—	Très mûrs	Très mûr	VI
573	—	—	—	Mûrs	Jeune	VI <i>b</i>
574	—	—	—	Jeunes	Très jeune	VI
575	—	—	—	Mûrs	Mûr	—
576	—	—	—	—	Très jeune	—
155	<i>Pl. alpina</i>	22	12-13°	—	Jeune	III
157	—	29	—	Jeunes	0	II
158	—	—	—	—	—	I

La rapidité de cette évolution est remarquable quand on la compare à la lenteur de la croissance de ces mêmes organes chez des jeunes animaux, ou mieux encore chez des individus passant de l'état asexué à l'état sexué.

Ces observations m'ont conduit à admettre que les glandes

génitales contenues dans la partie antérieure de l'animal jouent un rôle important dans la régénération et le développement des organes copulateurs.

5. *Expériences de castration.*

La castration qui fournit, chez les Vertébrés, des résultats si intéressants, ne peut être pratiquée chez les Planaires, de façon directe, tout au moins ; la dispersion de très nombreuses gonades dans tout le corps rend vaines toutes tentatives de ce genre. La castration serait à essayer chez des Planaires possédant un très petit nombre de testicules, telles que certaines Terrioles : *Rhynchodenus diorchis* Fuhrmann (1914 a), du Tessin, qui n'a que deux testicules, et *Microplana humicola* Vojdovsky (1890), de Bohême, qui n'en possède que quatre. Je n'ai, malheureusement, pas eu l'occasion de rencontrer ces espèces.

J'ai pensé que l'on pourrait peut-être castrer l'animal en utilisant des parasites attaquant les gonades ; mais, jusqu'ici les parasites signalés chez les Planaires [qui comprennent des représentants des groupes suivants : Coccidies, Grégarines, Trypanosomes, Infusoires, Trématodes, Cestodes, Nématodes] et ceux que j'ai pu étudier (VANDEL, 1921 a) ne provoquent aucune altération des gonades ⁽¹⁾.

D'ailleurs, on sait, combien l'interprétation des faits de « castration parasitaire » est délicate et comment elle a induit, plus d'une fois, en erreur les meilleurs biologistes. En particulier, les modifications des caractères sexuels secondaires des Arthropodes sont dues à l'action directe des parasites sur l'hôte, et non pas à la destruction et à l'altération des gonades, comme le croyait GIARD (1887 a). C'est ce qu'ont nettement démontré les travaux de G. SMITH (1911, 1913) et de R. COURRIER (1921) sur les Crabes sacculinisés, et ceux de KORNHAUSER (1919) sur les *Thelia bimaculata*, parasités par *Aphelopus theliæ*.

(1) Seule, A. MONRI (1912 b) signale une *Cnidosporidie* qui provoquerait la dispersion des ovaires de *Pl. torva* ; mais, comme je l'ai déjà indiqué (VANDEL, 1921 a, en note), il semble, autant qu'on en puisse juger par les dessins de l'auteur, que les prétendus ovules, épars dans le parenchyme, représentent simplement les stades végétatifs d'une Grégarine.

La castration parasitaire n'a donc pu être utilisée chez les Planaires.

Heureusement, une expérience naturelle m'a mis sur la voie d'une autre méthode indirecte de castration. Voici le résumé de cette expérience : le 24 novembre, trois individus sexués de *Pol. cornuta* sont opérés suivant la méthode décrite précédemment ; deux individus se comportent normalement et régénèrent rapidement leurs organes copulateurs ; ils sont fixés respectivement 15 et 18 jours après l'opération ; ce sont les n^{os} 141 et 142 du tableau précédent. Mais le troisième individu, quoiqu'ayant régénéré sa partie postérieure, ne présente dans celle-ci aucune ébauche d'organes copulateurs. Je constate, sur coupes que la partie postérieure régénérée ne contient effectivement que du parenchyme, et quelques branches intestinales ; mais surtout, je suis frappé du fait que les glandes génitales sont ou détruites ou en voie de dégénérescence (je n'ai pu préciser la cause de cette dégénérescence) ; seuls, subsistent encore par-ici, par-là, quelques fragments plus ou moins reconnaissables de testicules et de vitellogène. Cette observation constitue une expérience cruciale ; elle montre que la destruction accidentelle des gonades a permis la régénération normale de la partie postérieure, mais a empêché le développement de l'appareil copulateur.

J'ai essayé de reproduire cette expérience naturelle et j'ai utilisé pour cela l'observation suivante : quand on soumet à des températures élevées (20-21° pour *Pol. cornuta*) des Planaires sexuées, les gonades dégénèrent rapidement et ne sont plus reconnaissables au bout de peu de temps. C'est, en somme, un mode de castration indirect. Pour observer l'action de cette castration sur le développement de l'appareil copulateur, j'opère comme précédemment (section entre la bouche et l'appareil copulateur), mais au lieu de laisser les parties antérieures dans les conditions normales, je les place dans un thermostat réglé à 20°. Cette expérience est d'une réalisation délicate ; si l'on place directement les animaux opérés dans le thermostat, ils se décomposent tous, sans exception ; il est indispensable, si l'on ne veut courir à un échec certain, d'habituer progressivement les individus en expérience, à des températures de plus en plus élevées ; on les laisse 24 heures à 15°,

puis 24 heures à 17°, 24 heures à 19°, et ainsi de suite. En prenant cette précaution, le déchet n'est pas trop considérable. Or, on constate, qu'au bout d'un mois environ, les animaux opérés et soumis à ces conditions ont régénéré leur partie postérieure, mais qu'ils ne présentent plus ou presque plus de gonades, et que l'appareil copulateur ne s'est pas développé.

Je donne, à titre d'exemple, le détail de l'une de ces expériences :

Huit individus sexués de *Pol. cornuta* sont opérés le 1^{er} mars; quatre exemplaires se décomposent au cours de l'expérience; les quatre autres sujets résistent et régénèrent leur partie postérieure; ils sont fixés le 25 mars (c'est-à-dire 25 jours après le début de l'expérience). Le résultat de l'examen des coupes est le suivant :

N° 560. Plus de gonades. Pas traces d'organes copulateurs.

N° 561. Restes d'ovaires. Organes copulateurs au stade I.

N° 562. Restes indistincts de testicules; ovaires; organes copulateurs au stade II.

N° 563. Testicules dégénérés. Pas d'organes copulateurs.

Pour donner à ces résultats toute leur valeur, il faut les comparer aux cas des nos 567 à 576, consigné dans le tableau VIII; ces individus opérés suivant un procédé identique, sectionnés et fixés aux mêmes jours que les précédents, ont été seulement cultivés à une température de 9 à 13°; chez les individus de la culture froide, l'organe copulateur est partout (sauf dans un cas) au stade VI ou VI b, tandis que chez les exemplaires élevés dans le thermostat, l'appareil copulateur n'est pas développé ou n'est qu'à un stade extrêmement jeune (ceci quand la castration n'est pas complète).

Il est, je crois, légitime d'attribuer le défaut de régénération de l'appareil copulateur à la dégénérescence des gonades provoquée par une température élevée. Il ne faut point cependant dissimuler que ce mode détourné de castration est moins satisfaisant que la méthode directe; il est passible de critiques; on peut, en effet, objecter que la température élevée agit plus ou moins directement sur le développement de l'appareil copulateur, et non indirectement par la disparition des gonades.

6. Quelles sont les glandes qui interviennent ?

Il est donc très probable, ainsi que semblent l'établir les expériences précédentes, que les glandes génitales exercent une action sur le développement des organes copulateurs. Mais quelles sont les glandes qui interviennent ?

Les gonades des Planaires se répartissent, comme on le sait, en trois catégories : testicules, ovaires et vitellogène.

On peut tout d'abord éliminer de la discussion le vitellogène ; il n'exerce aucune action sur le développement de l'appareil copulateur. En effet, dans les expériences de régénération précitées, le vitellogène peut être tout à fait mûr, ou, au contraire, extrêmement jeune et non fonctionnel, et cepen-

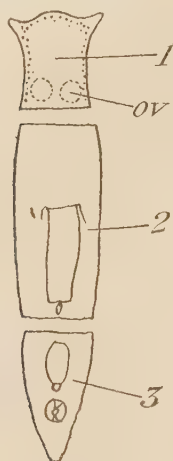


Fig. 39. — Figure schématique destinée à montrer le mode opératoire de l'expérience ci-jointe. La partie céphalique (1) qui contient les ovaires (ov.) est fixée et étudiée sur coupes. La partie moyenne (2) est cultivée pour étudier la régénération. Enfin la partie (3) qui contient les organes copulateurs et musculo-glandulaires, est supprimée ou sert à d'autres expériences.



Fig. 40. — Croquis représentant le n° 391, juste avant sa fixation (25 jours après le début de l'opération). Les parties, antérieure et postérieure, nouvellement régénérées sont claires (encore dépourvues de pigment). Dans la région postérieure régénérée, on aperçoit l'ébauche de l'appareil copulateur (x.).

dant, dans les deux cas, le stade de régénération de l'appareil copulateur est le même ; c'est ainsi que sur le tableau VIII, on voit que les n°s 572 et 574, dont le vitellogène est à des états bien différents, ont régénéré de semblable façon. D'ailleurs, dans le développement embryonnaire, les organes copulateurs font leur apparition bien avant que le vitellogène soit développé. On peut donc admettre que le vitellogène ne joue

pas un rôle important dans le développement des organes copulateurs.

Il reste donc à examiner l'action respective des testicules et des ovaires. Les ovaires, à l'inverse des testicules nombreux et épars dans tout le corps, sont seulement au nombre de deux et localisés dans la région céphalique. Il est donc facile de les éliminer. J'opère de la façon suivante (fig. 39).

a) Je choisis des individus complètement sexués de *Pol. cornuta* et les sectionne en arrière de la tête, de manière à enlever les ovaires (ov.). Les parties céphaliques sont fixées et débitées en coupes ; je peux ainsi vérifier que les ovaires sont bien contenus dans le fragment enlevé, et je m'assure en même temps de l'état initial des gonades dans l'individu opéré.

b) L'animal est ensuite coupé entre la bouche et l'appareil copulateur, comme précédemment.

Je cultive ensuite les parties moyennes (fig. 39-2). Or, on constate que ces fragments, tout en régénérant leur région céphalique, développent aussi une partie postérieure dans laquelle ne tarde pas à apparaître l'ébauche de l'appareil copulateur (fig. 40, x). La présence des ovaires n'est donc pas nécessaire à la régénération de l'appareil copulateur.

Il y a intérêt à fixer et à étudier de façon précoce les fragments qui régénèrent ; en effet, ces individus largement sectionnés sont le siège de processus de régulation, de morphallaxis qui, comme nous l'avons vu, font disparaître les glandes génitales, les testicules en particulier, et peuvent ainsi troubler les résultats de l'expérience (¹).

Le tableau IX donne le résumé des expériences.

Si le développement de l'appareil copulateur n'est pas sous la dépendance des ovaires, il faut reporter sur les testicules la responsabilité de cette action. Nous allons maintenant examiner cette action de plus près et essayer d'en préciser le mécanisme.

(¹) C'est, d'ailleurs, ce qui explique que, dans le cas présent, l'appareil copulateur soit, au bout du même temps, à un stade moins avancé que dans les expériences simples de régénération, résumées dans le tableau VIII.

Tableau IX.

N°	Etat initial des gonades			Température	Durée de la régénération (en jours)	Etat de l'appareil copulateur
	Ovaires	Vitellogène	Testicules			
391	Présents	Mûr	Mûrs	8-11°	23	III b
394	—	Très mûr	Mûrs	—	—	VI
398	—	Jeune	—	5-11°	35	III
401	—	Très jeune	—	—	—	V
403	—	0	Jeunes	—	—	V
405	—	Jeune	Mûrs	—	—	III b
444	—	—	—	9-12°	25	II
446	—	Très jeune	—	—	—	I
448	—	Jeune	—	—	—	III a
450	—	Très jeune	Jeunes	—	—	0
452	—	Mûr	Mûrs	—	—	IV
454	—	Jeune	—	—	—	II
456	—	Mûr	—	—	—	—
458	—	—	—	—	—	III b
460	—	Jeune	—	—	—	0
462	—	Mûr	—	—	—	I
464	—	—	—	—	—	III b
466	—	0	Jeunes	—	—	III
468	—	Très jeune	—	—	—	III b
470	—	Jeune	Mûrs	—	—	II
472	—	—	—	—	—	I

7. *Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs*

Il est difficile d'établir un rapport précis entre le nombre et l'état des testicules et le développement de l'appareil copulateur.

Cependant, chez les animaux jeunes où les testicules sont en petit nombre et peu développés, la régénération de l'appareil copulateur est lente et moins complète que chez les individus adultes. C'est ce qui ressort, par exemple, de la comparaison des n^{os} 139 et 140 (tableau VIII) opérés et cultivés dans les mêmes conditions ; le n^o 140 dont les testicules sont peu nombreux et peu développés n'a pas régénéré d'appareil copulateur, tandis que le n^o 139 possédant de nombreuses glandes mâles a régénéré un organe copulateur qui est au stade VI, 37 jours après l'opération. La comparaison du n^o 571 et des individus de la même série (567 à 576) conduirait à des remarques analogues.

Mais chez l'individu adulte, il semble que le stade auquel se trouvent les testicules (masses pleines constituées par des spermatogonies, ou vésicules creuses avec les divers stades de spermatogenèse) ait peu d'importance sur le développement de l'appareil copulateur. Quel que soit l'état des testicules, le résultat est à peu près le même (exemples : tableau VIII, n^{os} 572 à 576 ; tableau IX, n^{os} 464 à 468).

8. *Quel est le mode d'action des testicules ?*

Les testicules semblent donc jouer un rôle des plus importants dans le développement de l'appareil copulateur.

Le cas bien étudié des Vertébrés conduit tout naturellement à admettre que cette action est due à l'effet d'une sécrétion interne, d'une *hormone*. Mais la preuve en est difficile à administrer chez les Planaires. Et la théorie hormonique n'est encore, dans le cas présent, qu'une hypothèse basée plus sur les analogies avec ce qui a lieu dans d'autres groupes que sur des preuves directes. En effet, si les Planaires sont des animaux admirables pour l'étude des phénomènes de régénéra-

tion, elles se prêtent, par contre, très mal à l'expérimentation physiologique.

J'ai d'abord essayé d'employer la méthode des injections ; je me suis efforcé d'inoculer à des individus asexués une solution résultant du broyage de Planaires sexuées dans de l'eau physiologique ; je n'ai obtenu aucun résultat par ce procédé. Les injections, comme l'a déjà remarqué M. PRENANT (1922) ne pénètrent pas dans les tissus parenchymateux et compacts de ces organismes.

J'ai ensuite pensé que les méthodes histo-physiologiques pourraient fournir d'utiles indications. On sait que, chez les Oiseaux (comme chez les Planaires) le testicule est dépourvu de cellules interstitielles, et, l'on est obligé d'admettre que la sécrétion interne est produite directement par les cellules germinales (BORING et PEARL, 1917). LOISEL (1902) a montré que chez le *Foudia madagascariensis*, les cellules germinales se chargent de globules graisseux pendant la période de préspermatogenèse ; ce dépôt graisseux est probablement en rapport avec la sécrétion du testicule déterminant les caractères sexuels à l'époque du rut. J'ai recherché si l'on ne trouverait pas, chez les Planaires, des faits de même ordre. Pour cela, j'ai fixé au liquide de Flemming (de manière à mettre les graisses en évidence) des individus de *Pl. alpina* à différents stades de développement, depuis la sortie du cocon jusqu'à l'état adulte. L'étude de ces préparations n'apporte aucune preuve positive en faveur de la théorie hormonique. Chez certains individus, la graisse fait complètement défaut dans les testicules ; dans d'autres, au contraire, elle y est abondante, et cela, aussi bien dans les testicules très jeunes que dans ceux où la spermatogenèse a débuté ; d'ailleurs cette graisse se présente bien plutôt comme un banal dépôt de réserves que comme une sécrétion spéciale ; il s'agit là très probablement de substances de réserve qui, chez les animaux bien alimentés envahissent tout le parenchyme et les organes voisins, alors qu'elles font défaut chez les individus nourris plus sobrement. Cette graisse n'indique nullement qu'il y ait sécrétion d'une substance spéciale.

Jusqu'à présent, l'hypothèse des hormones génitales repose donc, chez les Planaires, plutôt sur des présomptions que sur des preuves définitives.

9. *Conclusions*

Les expériences et observations précédentes conduisent donc à admettre que le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des testicules ; cette action est probablement de nature hormonique.

Cette conclusion m'amène à formuler quelques remarques générales. De nombreuses expériences faites dans les différents groupes de Vertébrés (Mammifères, Oiseaux, Batraciens et même Poissons) ont établi avec certitude l'action des gonades ou des cellules interstitielles sur les caractères sexuels secondaires.

Chez les Invertébrés, les recherches n'ont guère porté que sur l'embranchement des Arthropodes (et principalement sur les Insectes). Toutes les expériences réalisées chez ces animaux : castration, transplantation des gonades, transfusion du sang, régénération des organes sexuels secondaires chez des individus châtrés, observations récentes sur la castration parasitaire, etc., démontrent, de façon définitive, qu'il n'y a aucun rapport entre les gonades et le développement des caractères sexuels secondaires ⁽¹⁾.

Mais il ne faudrait pas généraliser les conclusions tirées des Arthropodes, et les appliquer d'emblée à tous les Invertébrés ; il existe certainement, dans plusieurs groupes d'invertébrés un rapport entre les gonades et les autres caractères sexuels. Le cas des Planaires en est un premier exemple ; et l'on en connaît d'autres :

SOLLAS (1911), en disséquant des Lombrics de grande taille, observe plusieurs individus dépourvus de clitellum ; il remarque que chez ces animaux, les vésicules séminales sont le siège d'une infection bactérienne ; la castration parasitaire qui en résulte a provoqué, par contre-coup, la disparition du clitellum. Cette observation n'est pas, à elle seule, concluante, car nous avons vu (p. 465) que la castration parasitaire était susceptible d'entraîner des interprétations erronées. Mais, un autre biologiste, HARMS (1912) a pu confirmer expérimentale-

⁽¹⁾ Dans quelques cas, cependant, il semble exister des hormones chez les Arthropodes ; DE LA VAULX (1921) admet que, très probablement, la formation de l'éphippie des Daphnies est déclenchée par une sécrétion de l'œuf de durée.

ment ces observations ; il a établi que le clitellum des Lombrics est un véritable caractère sexuel secondaire *mâle* ; il disparaît quand on enlève les testicules ; il persiste, au contraire, quand on détruit les ovaires. Il y a donc, chez les Lombrics, une action des glandes mâles qui provoque le développement du clitellum.

Chez les Mollusques, les glandes génitales paraissent, comme chez les Planaires, déterminer le développement de certains appareils sexuels. C'est ce qui résulte, semble-t-il, des observations de GOULD (1917) sur *Crepidula plana*, quoiqu'il n'ait pas effectué à cet égard d'expériences absolument démonstratives. Ce Gastéropode présente un hermaphroditisme protandre très prononcé, et, les stades mâle et femelle sont nettement séparés. Les testicules se développent d'abord, ainsi que les organes copulateurs mâles ; ultérieurement les testicules dégèrent, et concurremment les organes annexes (le pénis, en particulier) disparaissent ; les ovaires se développent alors, ainsi que les organes copulateurs femelles. Cette évolution semble indiquer (quoiqu'il serait très souhaitable que des expériences précises fussent entreprises sur ce sujet) qu'il existe un rapport entre la présence des glandes génitales et le développement de certains appareils copulateurs, (le développement de certains organes, comme l'utérus, apparaît cependant indépendant des gonades). Les Paludines où les sexes sont séparés seraient, je crois, de bons sujets d'expériences pour l'étude de cette question. CERNY (1907) a observé la régénération, chez les Paludines mâles, du tentacule droit modifié en organe copulateur, mais il n'a pas étudié les rapports qui peuvent exister entre cette régénération et la présence et l'état des testicules.

Ces quelques exemples rendent très vraisemblable l'existence d'hormones génitales chez plusieurs groupes d'Invertébrés. Quand nous serons mieux fixés sur ces phénomènes dans l'ensemble du règne animal, il est probable que l'on pourra établir une série continue allant des Arthropodes où les caractères sexuels sont complètement indépendants des gonades, jusqu'aux Vertébrés où il existe une relation étroite et causale entre ces deux groupes d'organes. Là encore, il est difficile de formuler

une loi absolument générale; on ne peut guère que préciser les limites de la série ⁽¹⁾.

Il est permis, néanmoins, de se demander quelle est la condition primordiale et fondamentale du rapport entre gonades et caractères sexuels secondaires: y a-t-il autonomie et indépendance primordiales des caractères sexuels? C'est-à-dire, le soma est-il, de même que les gonades, différencié sexuellement (*Somageslecht* de MÖBIUS)? Ou bien, au contraire, y a-t-il un rapport fondamental entre les gonades et les caractères sexuels secondaires? C'est-à-dire le soma est-il une forme neutre, asexuelle (LIPSCHUTZ, 1921) à laquelle la présence des gonades imprime seule, un sexe déterminé?

Sans vouloir entrer dans une discussion détaillée de cette question qui dépasserait le cadre de ce travail, il apparaît que la première opinion est de beaucoup la plus vraisemblable. Les caractères sexuels secondaires sont tout à fait comparables aux caractères spécifiques; ce n'est que dans certains groupes et dans certains cas que quelques caractères spécifiques se sont transformés en caractères sexuels, et, que leur développement a été favorisé par une sécrétion des gonades; on a d'ailleurs pu transformer un caractère spécifique indifférent en caractère sexuel et inversement (on en trouvera de nombreux exemples dans les excellentes mises au point de KAMMERER, 1912, et de DONCASTER, 1914). Et même, chez les Vertébrés, où l'existence d'hormones génitales est le mieux établie, bien des faits seraient complètement inexplicables si l'on admettait que le soma n'est pas déterminé sexuellement par lui-même: tel est le cas des gynandromorphes chez les Oiseaux (Bouvreuil de POLL, Pinson de WEBER, Faisans, etc.), celui de la persistance des instincts sexuels chez les eunuques, etc.

Il semble donc logique d'admettre la première hypothèse: la différenciation sexuelle intéresse tout le corps, gonades et soma; cette différenciation est déterminée depuis l'œuf, mais à des degrés divers, suivant les groupes; dans certains cas, où la sexualité est fortement marquée, les caractères sexuels se

(1) Il en est, d'ailleurs, de même pour le sexe qui est loin d'être également déterminé pour tous les groupes; irrémédiablement fixé chez les Insectes, il paraît beaucoup plus labile chez les Batraciens et les Végétaux chez qui on a pu le modifier expérimentalement.

développent de façon autonome et indépendamment des glandes génitales ; dans d'autres, au contraire, un stimulus ⁽¹⁾ produit en général par les gonades est nécessaire pour provoquer leur développement.

(1) D'ailleurs, la substance sécrétée par les gonades (ou les cellules interstitielles) n'est probablement pas une substance spécifique, mais une sécrétion banale qui agit comme excitant sur le développement de certains organes. C'est ce que montrent nettement les expériences de MEISENHEIMER (1944) qui a réussi à faire apparaître la callosité du pouce chez les grenouilles mâles châtrées, en leur greffant, soit des fragments de testicules, soit des fragments d'ovaires. Ce sont encore les expériences de KOLLMAN (1949) qui montrent que la *thyroïdine* est capable de remplacer, *pro parte*, les sécrétions des glandes génitales dans l'évolution de la crête dorsale des Tritons. Ces expériences ne permettent guère de conserver la distinction établie par GLEY (1914) entre *hormones* substances provoquant l'excitation d'un organe, et *harmozones* ou substances déterminant une forme. Dans tous les cas, il n'y a jamais qu'un excitant général, et la théorie de l'excitant spécifique soutenue par LIPSCHUTZ (1924) ne résiste pas à un examen serré des faits.

CHAPITRE V

Comparaison et rapports entre les deux modes de reproduction.

SOMMAIRE. — 1. Introduction ; — 2. Héritéité du mode de reproduction. — 3. Cycle évolutif. — 4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes. — 5. Opposition des deux modes de reproduction, — 6. Action des facteurs externes sur le cycle évolutif. — 7. Signification et rôle de la fécondation. — 8. Vieillessement et rajeunissement.

1. Introduction.

Nous avons étudié dans les chapitres précédents les conditions et les particularités des deux modes de reproduction, sexué et asexué. Il nous reste maintenant à rechercher les rapports que présentent entre eux ces deux modes de reproduction, et nous efforcer d'en dégager leur signification générale. J'avais cru pouvoir établir (VANDEL, 1920 *b*) que la fécondation déterminait un rajeunissement indispensable au maintien de l'espèce ; il ne m'est plus possible de maintenir mes précédentes conclusions, non que mes premières observations fussent inexactes, mais elles étaient incomplètes ; des expériences ultérieures m'ont amené à une interprétation différente : elles m'ont montré, à la fois, et l'importance des facteurs héréditaires dans le déterminisme du mode de reproduction et la possibilité d'une reproduction asexuée indéfinie. Nous serons, d'ailleurs, conduits, dans le dernier paragraphe de ce chapitre, à admettre l'existence très générale des processus de rajeunissement, non seulement indépendants de la reproduction sexuée, mais même de toute reproduction.

2. Hérité du mode de reproduction.

Nous distinguerons trois cas :

a) Certaines stations de *Pol. cornuta* ou de *Pl. alpina* renferment exclusivement des individus sexués. Si l'on récolte des cocons dans ces localités, on constate que les jeunes qui en sortent, deviennent très rapidement sexués (et cela quelle que soit la température) et présentent bientôt des ébauches d'organes copulateurs (parfois en moins d'un mois ; voir p. 443). Ces individus ne présentent à aucun moment de leur existence de reproduction asexuée. C'est le cas, pour citer un exemple, des *Pol. cornuta* d'un ruisseau près de Saint-Remy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise) qui m'ont fourni de nombreux cocons pour mes cultures. Ces conditions sont héréditaires ainsi que j'ai pu m'en assurer par des cultures qui ont porté sur trois générations successives. Il en est de même pour plusieurs colonies de *Pl. alpina* habitant les sources du Jura (voir p. 489).

b) Dans d'autres localités, on trouve mélangés, en proportions diverses, des individus sexués et d'autres à multiplication scissipare. Si l'on cultive des cocons récoltés dans ces stations, les résultats seront très différents des précédents.

Je donnerai d'abord le détail d'une culture tout à fait typique à cet égard, et qui m'a obligé à reviser mes conclusions premières. — Le 20 août 1920, je récoltai dans une source située à Sainte-Colombe, près Pontarlier (Dcubs), 8 cocons de *Pl. alpina*, dont 6 furent mis en culture. Ces 6 cocons donnèrent un total de 125 jeunes. La plupart des individus évoluèrent directement vers la sexualité ; 50 à 70 jours après l'éclosion, les premières ébauches des organes copulateurs faisaient leur apparition. Mais 16 exemplaires encore dépourvus d'organes copulateurs se coupèrent, et cela, *de façon tout à fait normale* (ce qui représente 13 0/0 du nombre total). Ces exemplaires ont été isolés ; ils ont alors évolué vers la sexualité et ont présenté des ébauches reconnaissables d'organes copulateurs, 60 à 70 jours après la scission. Ces individus ne proviennent pas d'un seul cocon, mais il s'en est trouvé quelques uns dans la descendance de chacun des 6 cocons. Ces animaux ne diffèrent, en somme, des autres individus de la même ponte qu'en ce qu'ils

se sont coupés une fois avant de devenir sexués. Cette culture montre que, dans les stations mixtes, et c'est le cas pour la source signalée plus haut, une certaine proportion de jeunes se coupent avant de devenir sexués.

Mes observations sur *Pol. cornuta* sont moins nombreuses, mais elles conduisent aux mêmes résultats. Un cocon de *Pol. cornuta* est récolté le 12 septembre 1920 dans un ruisseau des Granges-Narboz, près Pontarlier (Doubs), station où se rencontrent les deux modes de reproduction. L'éclosion du cocon a lieu le 21 octobre; il en sort quatre jeunes. L'un d'eux se coupe de façon normale le 15 décembre (55 jours après l'éclosion), puis devient sexué.

c) Si l'on élève des individus produits par scissiparité, on constate qu'ils se coupent toujours; j'ai observé le fait *sans aucune exception* (mes observations portent sur plus de 60 cas relatifs à *Pol. cornuta*). Ces exemplaires se coupent souvent de façon très précoce: le n° 5. VII. 4 (voir tableau II) s'est coupé 19 jours seulement après qu'il ait été séparé de la souche; ce temps dépend d'ailleurs de la vitesse de régénération et par suite de la température; en hiver, il est beaucoup plus long: le n° 5. VIII. 3 ne s'est coupé que 101 jours après son isolement de la souche (du 2 octobre 1920 au 11 janvier 1921). — Les individus produits par voie asexuée se coupent donc, en général, de façon précoce; et d'ordinaire, la scission se répète un grand nombre de fois (maximum observé: 19 fois, chez l'individu 3.5.1.1.2; pour le détail, voir tableau II).

Mais, tôt ou tard, ces exemplaires finissent par évoluer vers la sexualité. C'est ce que montre nettement le tableau II qui résume une longue culture de *Pol. cornuta*, et aussi le tableau X; ce dernier relate l'évolution de 23 *Pol. cornuta* récoltés le 17 février 1920 dans une petite source à Chaville (Seine-et-Oise); tous ces individus étaient primitivement asexués, et se sont coupés un plus ou moins grand nombre de fois, puis ont finalement tous évolué vers la sexualité; les individus dont les organes copulateurs devenaient visibles à l'œil nu, ont été fixés et étudiés sur coupes, afin de vérifier l'état de l'appareil génital.

D'autres petites cultures dont je n'ai pas reproduit le détail fournissent des résultats analogues: les animaux produits par

Tableau X

N°	
1	Coupé 2 fois (2 et 30 mars), puis devient <i>sexué</i> Fixé le 4 mai.
2	Coupé 4 fois (8 et 18 mars, 10 et 29 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 31 mai.
3	Coupé 1 fois (23 février), puis <i>mort</i> le 15 mars.
4	Coupé 4 fois (23 février, 8 et 26 mars, 14 avril), devient <i>sexué</i> Fixé le 27 mai.
5	Coupé 2 fois (15 mars et 14 avril), devient <i>sexué</i> , Fixé le 31 mai.
6	<i>Mort</i> le 2 mars.
7	Coupé 4 fois (20 février), puis <i>mort</i> le 8 mars.
8	Coupé 3 fois (8 mars, 14 avril, 12 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 28 juin.
9	Coupé 4 fois (26 février; 16 et 31 mars, 20 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 31 mai.
10	Coupé 3 fois (25 février, 10 et 18 mars), devient <i>sexué</i> . Fixé le 4 mai.
11	Coupé 3 fois (6 mars, 14 avril, 11 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 10 juin.
12	Coupé 1 fois (24 février), <i>mort</i> le 15 mars.
13	<i>Mort</i> le 6 mars.
14	<i>Mort</i> le 2 mars.
15	Coupé 4 fois (16 mars, 14 et 29 avril, 2 juin), devient <i>sexué</i> . Fixé le 13 juillet.
16	Coupé 16 fois (2, 16 et 31 mars, 20 avril, 18 et 31 mai, 3, 12 et 28 juin, 14 et 28 juillet, 16 août, 6 et 26 septembre, 26 octobre, 29 novembre), devient <i>sexué</i> le 24 janvier de l'année suivante.
17	Coupé 15 fois (26 février, 20 mars, 10 et 26 avril, 25 mai, 2 et 21 juin, 20 juillet, 9 et 22 août, 20 et 26 septembre, 2 et 29 novembre, 12 janvier), devient <i>sexué</i> le 17 mars de l'année suivante.
18	Coupé 8 fois (25 février, 9 et 20 mars, 20 avril, 4 et 18 mai, 8 et 21 juin), devient <i>sexué</i> . Fixé le 9 août.
19	Coupé 2 fois (3 et 18 mars), puis <i>perdu</i> accidentellement.
20	Coupé 4 fois (8 et 29 mars, 10 avril, 5 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 10 juin.
21	Coupé 3 fois (15 et 20 mars, 10 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 15 juin.
22	Coupé 5 fois (24 février, 15 mars, 10 et 29 avril, 28 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 3 juillet.
23	Coupé 4 fois (3 et 20 mars, 10 avril, 8 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 3 juillet.

scissiparité se reproduisent d'abord activement par scission, puis évoluent tôt ou tard vers la sexualité ⁽¹⁾.

Il est encore un point sur lequel je voudrais dire quelques mots : c'est la façon dont se fait le passage de l'état asexué à l'état sexué. VOIGT (1900) admet qu'il y a chez *Pol. cornuta*, d'abord, arrêt de la reproduction scissipare, puis développement des organes génitaux. C'est là une simple vue de l'esprit qui ne correspond nullement à la réalité. La multiplication asexuée ne s'arrête pas pour permettre le développement des organes génitaux ; les deux processus s'intriquent intimement l'un dans l'autre ; les gonades se développent pendant que l'animal continue à se couper ; il est rare, d'ailleurs, qu'en étudiant sur coupes minces un individu en reproduction scissipare, l'on ne trouve, au moins des ébauches d'ovaires et de testicules. Les glandes génitales étant suffisamment développées, la croissance des organes copulateurs (et musculo-glandulaires) se produit, dans la partie régénérée, exactement de la même façon que dans les expériences de section artificielle relatées plus haut (p. 463). L'animal étant devenu complètement sexué, la reproduction scissipare cesse. Cependant, chez les animaux produits par voie asexuée, le réflexe de scission subsiste très longtemps, et il n'est pas rare d'observer des divisions chez des animaux pourvus d'ébauches déjà assez avancées d'organes copulateurs. La scission se produit alors, soit en arrière des organes copulateurs et isole un tout petit fragment (n° 347 ; fig. 41-1), soit, en avant de la base du pharynx (n° 415 ; fig. 41-2), soit encore de façon tout à fait normale, en arrière du pharynx et en avant de l'appareil copulateur (n° 608 ; fig. 41-3). Ces observations sont intéressantes, car elles montrent : 1) que si les deux modes de reproduction sexué et asexué

(1) Chez les individus qui évoluent vers la sexualité ; l'appareil génital arrive-t-il à complet développement et devient-il capable de donner des cocons ? J'ai essayé de m'en assurer par des cultures. Le schéma de l'expérience à faire se présentait de la façon suivante : élever des individus asexués et à reproduction scissipare, attendre qu'ils évoluent vers la sexualité, et chercher à obtenir des cocons de ces animaux et aussi étudier le comportement des jeunes qui en sortent. J'ai tenté plusieurs fois cette longue expérience mais je n'ai jamais réussi à la mener à terme. J'ai obtenu souvent à partir d'individus scissipares des animaux complètement sexués, mais ils n'ont jamais pondu de cocons. 7 à 11 mois après le début de la culture, tous les individus se lacéraient ou se décomposaient (v. p. 498). Il est possible que cet échec soit en rapport avec les conditions de culture qui ne sont pas aussi favorables que l'habitat naturel.

ne coexistent pas, ce n'est point en raison de la présence des glandes génitales ou de l'appareil copulateur, mais du fait que le réflexe de la scission, pour des causes qui nous sont encore mal connues (voir paragraphe 5), est suspendu chez les individus sexués ; 2) que, contrairement aux animaux des catégories précédentes, le réflexe de la scission persiste ici très long-

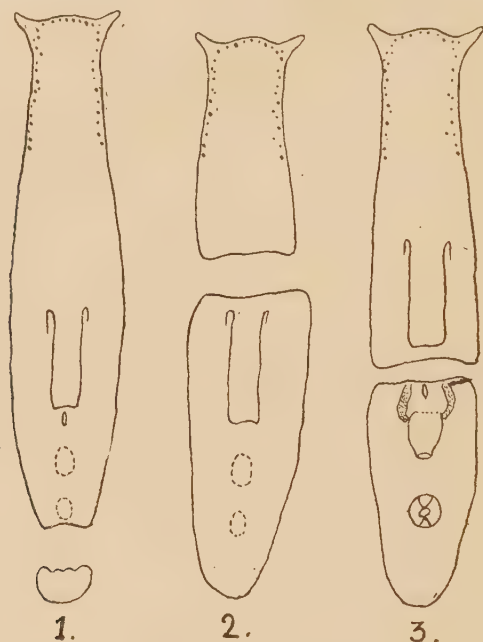


Fig. 41. — *Pol. cornuta* divisés et possédant des ébauches d'organes copulateurs. — 1. La scission a lieu en arrière de l'appareil copulateur. n° 347. — 2. La scission a lieu en avant du pharynx. n° 415. — 3. La scission se produit entre le pharynx et l'appareil copulateur ; celui-ci est complètement développé ; on reconnaît le pénis, les vésicules séminales et les organes musculo glandulaires. n° 608.

temps, et subsiste chez des individus possédant déjà des organes génitaux presque complètement formés (le cas du n° 608, où les organes copulateurs sont complètement développés, est particulièrement remarquable à cet égard). Ce fait montre la grande importance des facteurs héréditaires dans le déterminisme du mode de reproduction.

3. Cycle évolutif.

Les différents cas décrits dans le paragraphe précédent et s'appliquant spécialement à *Pol. cornuta* peuvent se rattacher à un même cycle évolutif ; il n'y a qu'une *différence de degré dans la vitesse d'évolution*, différence qui relève de facteurs héréditaires. Pour les individus de la première catégorie, la vitesse d'évolution est très grande ; la phase de reproduction asexuée est supprimée, et les animaux évoluent directement vers la sexualité (la durée de vie paraît assez courte ; cf. paragraphe 8). Chez ceux de la seconde catégorie, l'évolution est ralentie ; certains individus se coupent avant de devenir sexués ⁽¹⁾ ; les organes génitaux se développent moins rapidement. Enfin, chez ceux de la troisième catégorie, la phase asexuée est très longue, et la sexualité ne se manifeste que fort tardivement.

Ce cycle évolutif n'est entièrement valable que pour *Pol. cornuta* (et partiellement, pour *Pl. alpina*, car les individus produits par voie agame, ne doivent donner que très rarement, chez cette espèce, des animaux sexués). Il n'y a pas d'alternances de générations, et les animaux qui ont donné des cocons, meurent mais ne repassent point par une phase asexuée (voir, paragraphe 8).

Mais le cycle évolutif paraît différent pour chaque espèce de Planaire, et il est impossible de formuler une règle générale. *Pl. maculata*, bien étudiée par CURTIS (1902) présente, au contraire, une alternance de générations sexuées et asexuées. Il semble qu'il en soit de même pour *Pl. agilis* et *Pl. morgani*, des Etats-Unis (STRINGER, 1918) et pour *Pl. graffi*, d'Australie (WEISS, 1910).

⁽¹⁾ C'est le cycle indiqué par VON GRAFF (1899, p. 242) pour *Dolichoplana feil-deni*, et par CURTIS (1902, p. 516) pour *Pl. maculata* ; je l'ai vérifié pour *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*. Je ne peux donc maintenir les conclusions que j'avais émises précédemment (1920 b ; paragraphe 8).

4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes.

J'ai recherché s'il existait entre les deux catégories de jeunes produits par voie asexuée et sexuée quelques différences d'ordre morphologique ou physiologique, corrélatives de leurs divergences évolutives.

Au point de vue morphologique, les jeunes sortis de cocons et les jeunes produits par scissiparité, se ressemblent beaucoup; ils sont caractérisés par l'extrême développement des branches intestinales qui remplissent presque tout le corps, et par la faible quantité de parenchyme qui ne forme que quelques minces travées entre les ramifications digestives. Chez les individus âgés, au contraire, le tube digestif est proportionnellement beaucoup moins développé; les espaces situés entre les ramifications intestinales sont remplies par un parenchyme abondant ou par les gonades quand l'animal est sexué. L'opposition existe entre individus jeunes et âgés, non entre les deux catégories de jeunes.

J'ai fait aussi une étude comparative des graisses et du glycogène chez les deux catégories de jeunes sans constater de différences appréciables; le glycogène est seulement plus abondant chez les animaux complètement sexués; il se dépose en particulier dans le vitellogène (où il se transformera ultérieurement pour donner la substance chitineuse qui entoure le cocon).

CHILD (1913 *a*, p. 190-191; 1914 *b*, p. 424) et son élève Miss HYMAN (1919, p. 400-401) qui ont étudié par diverses méthodes physiologiques une Planaire à deux modes de reproduction, *Pl. maculata*, n'ont constaté aucune différence entre les jeunes produits par voie sexuée et asexuée.

Il n'y a donc pas une opposition absolue entre les deux catégories de jeunes; il n'existe pas entre elles une différence de nature, mais seulement de degré, portant sur la vitesse d'évolution.

5. Opposition des deux modes de reproduction.

D'une façon très générale, les deux modes de reproduction, sexué et asexué, s'excluent réciproquement. Il n'a été signalé, à ma connaissance, que deux cas faisant exception, et encore l'un d'eux est-il douteux ⁽¹⁾. VON GRAFF (1899, p. 244) admet (sans, d'ailleurs, l'avoir observé directement) que, chez un Terricole, *Placocephalus semperi*, les deux modes de reproduction, sexué et asexué, peuvent coexister. D'autre part, *Pl. paramensis* pourrait, d'après FUHRMANN (1914), se couper tout en étant sexuée.

Ces faits demanderaient à être soigneusement étudiés, car, d'une façon très générale, non pas seulement chez les Planaires, mais dans tout le règne animal, il est extrêmement rare de voir coexister la reproduction sexuée et un mode de multiplication par division ou bourgeonnement. La seule exception ayant quelque généralité se rapporte aux phénomènes d'*épitoquie* ou *épigamie*, dont la signification est un peu spéciale.

Quelle est la raison de cette opposition entre les deux modes de reproduction ? Quelle est la cause qui les détermine à s'exclure réciproquement ? La solution de ce problème est encore mal débrouillée ; il se ramène, en somme, à la question suivante : pourquoi les individus sexués ne se coupent-ils pas ? J'avais dans une note préliminaire (VANDEL, 1919 *b*) attribué l'absence de scission chez les sexués à la présence des organes copulateurs dans le plan habituel de scission ; ces organes musculaires et résistants se seraient opposés à la rupture qui se produit habituellement dans cette région. J'avais cru en trouver une confirmation dans le fait que chez *Pl. paramensis* qui se coupe, tout en étant sexuée, le plan de division passe *en avant* du pharynx, et non en arrière (et, par suite au milieu de la région copulatrice) comme chez les autres Planaires. En fait, cette hypothèse simpliste ne résiste pas à une analyse quelque peu approfondie, et voici pourquoi :

(1) Il ne faut pas, bien entendu, comprendre dans cette catégorie les déchirures pathologiques qui se produisent chez les individus sexués et que j'ai signalées précédemment (p. 378) ; nous avons vu qu'elles n'avaient aucun rapport avec la reproduction asexuée normale.

a) J'ai décapité des individus sexués de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*, et, comme je l'ai dit plus haut, je n'ai obtenu aucun résultat ; l'on n'assiste, *même pas à l'ébauche d'une position de scission* : si l'absence de scission était une simple conséquence de la résistance des tissus chez les individus sexués, l'on devrait assister à des positions de scission, destinées à avorter, mais cependant plus ou moins nettement ébauchées ; la position de scission ne serait pas suivie de division, en raison de la résistance de la région intermédiaire. En fait, le *réflexe de la scission* ne se produit pas chez les individus sexués et décapités ; *il a disparu* chez les individus sexués.

b) Les jeunes sortis de cocons, et encore dépourvus d'organes copulateurs, se comportent, comme nous l'avons vu, de façons assez différentes : les uns se coupent ; d'autres (et, c'est la majorité) ne se divisent jamais, quoiqu'à ce moment la résistance des tissus soit très faible et tout à fait comparable à celle des animaux asexués scissipares.

D'autre part, nous avons mentionné au paragraphe 2 de ce chapitre, la persistance du réflexe de scission chez les individus issus de fragments de scissiparité et devenant sexués ; des individus possédant des organes copulateurs déjà très développés continuent à se couper (le cas du n° 608 (fig. 41) est particulièrement remarquable à cet égard).

La raison qui empêche les individus sexués de se couper n'est donc pas la plus grande résistance des tissus ni la présence d'organes copulateurs.

La véritable cause qui oppose les deux modes de reproduction est, d'ailleurs, mal connue jusqu'ici. Nous ne pouvons guère formuler, de façon précise, que les deux conclusions suivantes :

a) *La reproduction asexuée est liée à une structure indifférenciée ; la reproduction sexuée est corrélatrice d'un maximum de différenciation.*

b) *L'état sexué ne fait pas disparaître, de façon définitive, le réflexe de scission ; il ne fait que l'inhiber provisoirement. Ce réflexe persiste toujours à l'état latent, et, on peut le mettre, à nouveau, en évidence par divers artifices.*

Le cycle évolutif de *Pl. maculata* [CURTIS (1902) et CHILD (1913, p. 386)], avec ses alternances de générations sexuées et

asexuées constitue une preuve très nette des propositions énoncées ci-dessus. Mais même, *Pol. cornuta* qui ne présente pas normalement d'alternances de génération m'a fourni aussi des faits intéressants.

Nous avons vu au chapitre III, qu'un petit fragment de Planaire *sexuée* subissait des processus de régulation, de refonte qui provoquaient la disparition des gonades ; le fragment ainsi transformé donne une petite Planaire complètement asexuée ; or, de telles Planaires sont capables de se couper. J'en ai observé des exemples très nets au cours d'une expérience qui se proposait, d'ailleurs, un tout autre but ; il s'agit d'une expérience de régénération des glandes génitales que j'ai déjà signalée précédemment (p. 445). Le 5 août, je coupe 10 individus *sexués* de *Pol. cornuta* juste en avant des ovaires, et je mets en culture les parties céphaliques ; 6 pièces régénèrent et donnent de petites Planaires complètement asexuées.

Le 25 septembre	une Planaire, classée n° 0,	se coupe ; elle est fixée.
Le 23 octobre	—	n° 1, — ; devient <i>sexuée</i> le 10 décembre.
Le 23 octobre	—	n° 2, — ; se recoupe une seconde fois le 10 novembre ; devient <i>sexuée</i> le 13 décembre.
Le 27 octobre	—	n° 3, — ; se recoupe une seconde fois le 20 octobre ; devient <i>sexuée</i> le 13 décembre.
Le 28 octobre	—	n° 4, — ; morte le 3 décembre.
Le 4 novembre	—	n° 5, — ; devient <i>sexuée</i> le 10 décembre.

Ces observations montrent que des animaux sexués et qui ne se coupent pas, peuvent se diviser, si par un artifice quelconque (en l'occurrence, régulation suivant la régénération) on les ramène à un état indifférencié. On a pu, artificiellement, faire parcourir à ces animaux qui, normalement, étaient au bout de leur cycle, un nouveau cycle évolutif comprenant une phase asexuée et une phase sexuée.

Voici encore un autre exemple analogue : un individu complètement sexué de *Pol. cornuta* est sectionné, le 24 novembre 1919, entre la bouche et l'appareil copulateur ; le fragment postérieur est cultivé ; les organes copulateurs dégénèrent, comme nous l'avons décrit en détail au chapitre III. Ce fragment donne ainsi une petite Planaire complètement asexuée ; elle se coupe, de façon normale, le 10 janvier 1920. Là encore, on a fait réapparaître le processus de scission qui était masqué chez l'individu sexué.

J'ai essayé aussi d'obtenir des résultats analogues en affamant les animaux ; la faim, comme l'ont montré les expériences de E. SCHULTZ, STOPPENBRINK, BERNINGER, fait disparaître, à l'exemple de la régulation, les gonades et ramène les animaux à un état asexué et peu différencié. Je n'ai pas obtenu de résultats par cette méthode : les animaux affamés pendant plusieurs mois, puis nourris à nouveau sont redevenus lentement sexués, sans s'être coupés. Cet échec tient peut-être au trop petit nombre de cultures et à la durée insuffisante de la privation de nourriture ; il ne paraît pas impossible d'obtenir un résultat positif en reprenant des expériences sur une plus vaste échelle.

Quoiqu'il en soit, il paraît bien établi que le réflexe de la scission est foncièrement établi chez l'espèce ; il est masqué chez les individus sexués, mais persiste cependant à l'état latent, et il peut se manifester si, par un détour, on ramène l'individu à un état indifférencié. Ce que nous ignorons jusqu'ici, c'est pourquoi, au juste, le réflexe de la scission (réflexe rythmique et périodique, comme nous l'avons vu) est suspendu quand l'animal devient sexué. On ne peut invoquer une action des gonades, car la plupart des animaux « asexués » qui se coupent, possèdent, comme nous l'avons dit, des ébauches plus ou moins développées d'ovaires et de testicules.

6. Action des facteurs externes sur le cycle évolutif.

L'étude, dans la nature, des Planaires et de leurs modes de reproduction différents suivant les stations, conduit presque inévitablement à attribuer aux facteurs externes, la température en particulier, une action prépondérante dans le détermi-

nisme des différents phases du cycle évolutif. Une température basse permettrait la reproduction sexuée ; une température plus élevée déterminerait la multiplication asexuée. C'est l'opinion formulée par THIENEMANN (1906) pour *Pl. alpina*, par VOIGT (1900) pour *Pol. cornuta*, et celle que j'avais, moi-même, soutenue dans une note préliminaire (VANDEL, 1919 b).

En fait, cette hypothèse n'est que le résultat d'une conception un peu simpliste et superficielle de ces phénomènes si profondément complexes. Le mode de reproduction est déterminé fondamentalement, comme nous l'avons vu, par des facteurs héréditaires ; les facteurs externes, comme la température, ne font qu'influencer le cycle évolutif en accélérant ou en retardant telle ou telle phase ; mais ils ne le déterminent essentiellement en aucune façon.

Nous allons montrer, à la lumière des résultats précédemment acquis, comment il est possible de rendre compte des diverses modalités qui se rencontrent dans la nature. Mes observations ont été faites principalement dans le Jura, accessoirement dans d'autres régions.

Plusieurs sources très froides ont une température, qui même en été, ne dépasse pas 7 à 8°. Or, nous avons vu qu'au-dessous de cette température, les processus de scission sont suspendus ; on ne trouvera donc dans ces sources que des individus se reproduisant par voie sexuée. Telles sont plusieurs sources des environs de Pontarlier qui renferment des colonies exclusivement sexuées de *Pl. alpina* : source de la ferme de l'Etang (8-8°5), Malbuisson (7-8°), Boujeons (6°5), Jougne (6°), Le Brassus, en Suisse (5°), etc. ; et pour *Pol. cornuta*, Vaux (5-7°), Mouthe (6-7°), etc.

Mais l'eau, tout en étant très froide dans la source elle-même, se réchauffe généralement, en été, vers le bas du ruisseau. Les processus de scission peuvent alors se manifester dans la région aval ; de ces conditions variées, résulte une stratification dans le mode de reproduction que j'avais déjà signalée dans mon premier travail (VANDEL, 1919 a) ; dans la source elle-même, il n'existe que des sexués ; plus bas, on rencontre des individus à reproduction scissipare ; cet échelonnement est bien net dans certains ruisseaux de Malbuisson peuplés de *Pl. alpina*.

De nombreuses sources du Jura ont été partiellement captées pour alimenter des abreuvoirs. L'eau, avant de s'écouler dans le ruisseau, séjourne dans un bassin où elle se réchauffe fortement en été. Ces transformations entraînent corrélativement un changement du mode de reproduction; la multiplication asexuée prédomine dans les sources ainsi modifiées. Il sera possible à chacun de faire des observations analogues dans des régions différentes.

Quand la multiplication asexuée est très active (comme cela a lieu vers la température optima de scission), l'évolution vers la sexualité est généralement suspendue; cet antagonisme que j'ai pu constater très nettement dans plusieurs cultures, s'explique aisément. Les individus qui se divisent fréquemment (et surtout ceux qui se coupent en avant du pharynx, comme cela a justement lieu quand la scission est fréquente; voir p. 385) sont le siège de phénomènes de régénération considérables; mais la régénération s'accompagne comme nous l'avons au chapitre III, de phénomènes de réduction, d'autant plus intenses que la régénération est elle-même plus étendue et plus fréquente; ces processus de réduction ont pour conséquence d'empêcher le développement des gonades. Chez les individus qui ne se divisent qu'à de longs intervalles (comme cela a lieu à basse température), les glandes génitales peuvent au contraire se développer aisément. Aussi les individus asexués qui évoluent vers la sexualité sont-ils beaucoup moins nombreux en été qu'en hiver (voir les deux dernières colonnes du tableau III); il ne faut pas voir là une action directe de la température sur le développement des gonades, mais simplement une résultante de l'accélération du rythme de la scission et des processus de régulation qui en sont une conséquence.

Cette observation constitue, à mon avis, un excellent exemple de la façon dont on peut comprendre l'action des facteurs externes sur les phénomènes vitaux: les facteurs externes accélèrent, retardent ou même inhibent complètement les réactions physiologique; ils créent par là, ainsi que par l'interaction des différents processus entre eux, des aspects divers; mais ceux-ci ne sont pas réellement leur œuvre; les conditions externes ne font que déclencher des réactions déterminées fondamentalement par la constitution héréditaire de l'individu, par son génotype.

D'ailleurs la seule étude dans la nature, si tant est qu'on la poursuive de façon quelque peu approfondie, conduit à des conclusions identiques. De nombreux cas seraient tout à fait inexplicables par la seule intervention des facteurs externes ; il faut toujours avoir recours aux facteurs héréditaires.

Un ruisseau près de Saint-Remy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise) qui, en été, à une température de 14° à 15°, ne renferme exclusivement que des sexués ; il en est de même d'un ruisseau de la forêt de Perseigne (Sarthe) où le 9 juillet 1921, par une température de 15°, je n'ai trouvé que des sexués. Il s'agit là de colonies sexuées, chez qui le processus de scission ne semble pas s'être installé ou du moins ne joue qu'un rôle secondaire. *Pol. cornuta viganensis*, de Montpellier, qui vit dans les ruisseaux chauds, ne se reproduit pas non plus, semble-t-il, par division ; ni DUCÈS, ni moi n'avons constaté de scission chez cette variété. Ce n'est donc pas évidemment la température qui détermine la scission ; il faut que le réflexe de scission soit inscrit dans le patrimoine héréditaire de l'individu.

D'autres cas très nets se rapportent à *Pl. alpina* chez qui, comme nous l'avons vu, la régénération des glandes génitales paraît difficile. J'ai observé dans le Jura, de nombreuses colonies entièrement asexuées et qui sont comparables à celles que THIENEMANN (1906) a observées à Rügen. Ces colonies se reconnaissent, d'emblée, au très grand nombre d'individus ⁽¹⁾, à leur petite taille, à leur partie postérieure souvent tronçonnée, et à l'aspect bicolore de beaucoup d'entre eux (voir p. 423). Ces colonies restent asexuées toute l'année, et ne renferment pas de sexués, même en hiver où la température est très basse.

J'en citerai à titre d'exemple la région aval d'un ruisseau près de Malbuisson (Doubs) ; je donne ci-dessous le résumé de mes observations :

30 mars 1918.	Temp. 5°.	Très nombreux individus ; tous asexués.
1 ^{er} août 1918.	— 40°.	—
26 sept. 1918.	— 7°5.	—
31 oct. 1918.	— 3°.	—
6 avril 1920.	— 6°.	—
16 août 1920.	— 12°.	—

(1) La multiplication asexuée produit des animaux aptes à se reproduire très rapidement ; l'évolution des sexués est, au contraire, beaucoup plus longue. De là, la différence numérique entre les colonies sexuées et asexuées.

Ainsi pendant toute l'année, et quelle que soit la température cette colonie reste complètement asexuée. L'action des conditions externes ne suffit pas à expliquer l'asexualité permanente de ces colonies; pour en rendre compte, il faut se rappeler ce que nous avons dit plus haut sur les facteurs héréditaires et la difficulté de la régénération des gonades chez cette espèce.

L'interprétation que je viens de donner de l'action des facteurs externes ne vaut pas que pour les Planaires. Elle s'applique, je crois, à tous les cycles où se succèdent des générations sexuées et asexuées, à œufs parthénogénétiques ou fécondables, etc.

Je n'en veux citer que deux exemples :

Les représentants des deux familles de Rhabdocœles : *Catenulidæ* et *Microstomidæ* se reproduisent, à l'ordinaire, par voie asexuée, et, les individus pourvus de glandes génitales n'apparaissent qu'assez rarement. Le déterminisme du mode de reproduction paraît fort compliqué. E. SEKERA qui est, à l'heure actuelle l'un des meilleurs connaisseurs de Turbellariés, et, qui depuis près de quarante ans n'a cessé d'observer ces animaux, vient, dans un travail récent (1917) de nous apporter des données tout à fait intéressantes sur ce difficile problème. Il a montré, en particulier, que chez *Microstomum lineare* et *M. giganteum*, la formation des organes génitaux est tout à fait indépendante des conditions climatiques et se produit régulièrement chez les individus bien nourris.

Les Annélides du genre *Salmacina* présentent également un double mode de reproduction, sexué et asexué. Dans une note récente (1920), MALAQUIN qui étudie depuis fort longtemps ces animaux, constate que les deux modes de reproduction se manifestent et évoluent chez des individus différents, mais à la même époque et chez des vers habitant les mêmes touffes de tubes, et par suite soumis à des conditions identiques. « Il résulte de ces faits — conclut l'auteur — que le déterminisme des deux modes de reproduction n'est pas lié aussi étroitement qu'on le suppose, soit à la composition du milieu, soit à l'influence de l'alimentation, soit enfin à la température. Les conditions générales : milieu, alimentation, température, influencent à la fois les reproductions asexuées et sexuées, mais on doit rechercher ailleurs les causes déterminantes de l'un ou de l'autre mode

de la reproduction, et ces causes résident vraisemblablement, chez les Annélides en question, dans des corrélations fonctionnelles de l'organisme ».

7. Signification et rôle de la fécondation.

Il est probable que plusieurs espèces de Planaires peuvent se multiplier indéfiniment par scission. J'ai cultivé pendant 18 mois et 13 générations des *Pol. cornuta* exclusivement scissipares, sans remarquer le moindre signe de dégénérescence. Ce nombre de générations est relativement restreint ; mais, il existe des stations où *Pol. cornuta* et *Pl. alpina* se reproduisent exclusivement par voie asexuée, et cela, très probablement, depuis fort longtemps. Enfin, *Pl. subtentaculata*, en Europe, *Pl. dorotocephala* et *velata*, en Amérique (et probablement, beaucoup d'autres espèces exotiques encore mal connues) ont perdu totalement, ou à peu près, la faculté de se reproduire sexuellement.

Le nombre des organismes qui se multiplient exclusivement par voie asexuée est assez considérable. Les phénomènes sexuels sont inconnus chez beaucoup d'algues : *Chrysomonadinae* (*Chromulinacæ*, *Hymenomonadacæ*, *Ochromonadacæ*), les *Scenedesmacæ*, les *Botrydiacæ*, les *Caulerpa* etc. M. HARTMANN (1917) a cultivé pendant deux ans et demi et 350 générations des *Eudorinae legans* exclusivement par voie asexuée et pense qu'on peut cultiver indéfiniment cette algue de cette façon. Parmi les Phanérogames, les exemples ne manquent pas non plus : *Wolffia arhiza* ne fleurit jamais en Europe, et se reproduit exclusivement par voie asexuée ; beaucoup de plantes ne se multiplient guère que par boutures : Vigne, Houblon, Saules, Peupliers, Canne à Sucre, Roseau (*Arundo phragmites*), Bananier, Ananas, Arbre à pain (*Artocarpus incisa*), Patate (*Ipomœa batatas*) etc.

On peut aussi en citer plusieurs cas dans le règne animal. Certains polypiers se reproduisent presque exclusivement par voie asexuée : *Schizocyathus fissilis* (GRAVIER, 1915). MAUPAS (œuvres posthumes, 1919), a cultivé pendant plusieurs années, et exclusivement par voie agame, des Oligochètes limicoles. sans voir

apparaître ni phénomènes sexuels, ni dégénérescence. Les *Lumbriculus* et les *Ctenodrilus* semblent bien aussi pouvoir se reproduire indéfiniment par voie asexuée.

Il semble donc que la reproduction par agomogenèse puisse, dans certains cas, se perpétuer indéfiniment.

Ces observations auxquelles il faudrait joindre les faits d'auto-fécondation, de consanguinité, de parthénogenèse, etc., montrent que la fécondation croisée n'est pas une condition indispensable au maintien de l'espèce. Elles ne permettent pas d'accepter, dans leur entier tout au moins, les théories de la fécondation proposées jusqu'ici : soit que l'on voit en celle-ci une cause de rajeunissement (BÜTSCHLI, ENGELMANN, VAN BENEDEN, MAUPAS, CALKINS), soit, au contraire, un processus qui assure la combinaison des caractères héréditaires et constitue ainsi la source de la variation, et rend possible l'adaptation aux nouvelles conditions de vie (DARWIN, WEISMANN, CASTLE, JENNINGS) ⁽¹⁾.

La signification totale et complète de la fécondation nous échappe donc jusqu'ici. Cependant, comme je l'ai dit dans l'introduction, il me paraît difficile d'admettre que ce processus si général ne corresponde pas à quelque réalité profonde et fondamentale. Si la fécondation qui n'est même pas en rapport direct avec la multiplication (comme cela se voit nettement chez les Protistes) était simplement un processus inutile, voire nuisible, il y aurait longtemps qu'elle aurait été éliminée par la sélection. Mais, bien au contraire, la fécondation se retrouve dans toute la série des organismes, se présentant sous des aspects divers, mais conservant néanmoins ses caractères fondamentaux ; et la nature, loin de l'éliminer, emploie pour la faire aboutir des moyens parfois extraordinairement compliqués. Le déterminisme et le rôle de la fécondation nous sont encore inconnus. Ils sont masqués chez les organismes supérieurs par toutes sortes de processus accessoires, et ce sont

(1) La fécondation est souvent une source certaine de variation ; mais elle n'est pas la seule. On connaît des variations importantes dans les lignées purement parthénogénétiques : *Hieracium*, *Taraxacum*, *Alchemilla* (BLARINGHEM, 1909), Daphnies et Bosmines pélagiques, *Diptugia* (JENNINGS, 1916), etc. Quelques auteurs prétendent, au contraire, que l'amphimixie, loin de provoquer la variation, la réduit considérablement et assure la stabilité de l'espèce (voir en particulier, WALTON, 1915).

peut-être les Protistes les plus inférieurs, chez qui la sexualité se présente avec ses caractères les plus simples, qui nous fourniront, mieux que les organismes compliqués, la solution du problème.

8. Vieillessement et rajeunissement

La fécondation n'est donc pas indispensable au maintien de l'espèce; il faut, en conséquence, que dans les autres modes de reproduction, dans la multiplication asexuée, en particulier, il y ait, dans la suite des générations, un mécanisme qui assure le rajeunissement des organismes et les préserve de la sénilité et de la mort. Nous sommes ainsi amenés tout naturellement à étudier les questions de rajeunissement et de vieillissement (de sénescence, comme disent les Américains). Nous arriverons à la conclusion que le mécanisme du rajeunissement peut se produire, non seulement en dehors de la reproduction sexuée, mais en dehors de toute reproduction.

Si nous avons quelques données sur le vieillissement des Vertébrés, et surtout des Vertébrés supérieurs, nos connaissances sont à peu près nulles en ce qui concerne celui des Invertébrés. Nous savons fort peu de choses sur la durée de vie de ces organismes, et encore moins sur les conditions et les causes de la sénescence; conditions qui doivent être très diverses et à coup sûr très différentes de celles que l'on rencontre chez les Vertébrés. Relativement à la première question, on trouvera quelques indications dans les études de WEISMANN (1881), de KORSCHOLT (1906), de GUÉNOT (1921, p. 544); on constatera dans ces listes l'absence totale de renseignements relatifs aux Planaires. WILHELMI (1909, p. 95) avoue : « Über die normale Lebensdauer der See- (und Süßwasser-)tricliden liegen keine Untersuchungen vor... darf, aber, eine immerhin beträchtliche Lebensdauer der Seetricliden (von mindestens einigen Jahren) angenommen werden. » CHILD a publié de nombreux articles et un volume de plus de 400 pages sur les processus de rajeunissement et de sénescence; ses recherches ont porté spécialement sur les Planaires; cependant, on cherchera en vain dans ses travaux quelque renseignement positif sur les processus de sénilité dans ce groupe d'animaux.

Les données que je possède sur la durée de vie et le vieillissement des Planaires se rapportent à trois séries de cultures :

a) Le 14 janvier 1919, je récoltai dans un ruisseau du bois de Boulogne, près Paris, un lot de *Pl. polychroa*, déjà adultes, et qui se sont mis à pondre aussitôt des cocons. Au bout de quelque temps, il ne restait plus que quatre individus, répartis en deux paires : une paire comprenait des animaux colorés en noir foncé ; l'autre était formée d'individus un peu plus grands et de couleur jaune clair ; ces individus appartenaient, je crois, à la même espèce ; il faut cependant noter que les individus de même couleur s'accouplèrent toujours entre eux et non avec ceux de l'autre paire. Ces animaux ont pondu de nombreux cocons dont la liste a été consignée dans le tableau VII. Arrivons en juillet 1921 (c'est-à-dire 2 ans 1/2 après le début de la culture) ; les individus noirs et jaunes pondent les uns et les autres de nombreux cocons ; le 14 juillet, je note que les individus noirs ont pondu un cocon et sont accouplés ; le 16 juillet, au matin, ces deux exemplaires paraissent malades ; le pigment noir, au lieu d'être réparti uniformément se dispose en trainées longitudinales, ce qui donne à l'animal un aspect rayé des plus curieux ; à midi, l'un des animaux est complètement décomposé ; quant à l'autre qui commence à diffuser par sa partie postérieure, je le fixe. Je constate des phénomènes de dégénérescence assez intenses, en particulier dans le vitellogène. S'agit-il là d'une mort naturelle, se produisant donc en pleine activité sexuelle, ou cette décomposition est-elle due à une cause externe, par exemple la trop haute température qui régnait alors dans l'aquarium ? Je ne sais.

Quant aux individus jaunes, l'un s'est décomposé le 21 octobre 1921 ; l'autre vit encore au moment où j'écris ces lignes (novembre 1921). Ces données sont évidemment assez incomplètes puisque l'âge des animaux au moment de la capture était totalement inconnu, et, que d'autre part, il se peut que la mort soit due à de mauvaises conditions de culture.

Ces observations montrent, en tout cas, que ces Planaires peuvent vivre plusieurs années, et présentent un cycle annuel de reproduction que nous avons signalé précédemment.

b) Le second exemple se rapporte à une culture de *Pol. cor-*

nuta. Plusieurs cocons sont récoltés en mars-avril 1920 près de Saint-Rémy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise); 4 cocons font éclosion respectivement les 17 avril, 11, 18 et 27 mai. Il en sort, au total, une cinquantaine de jeunes. Ces individus présentent les premières ébauches des organes copulateurs en juin-juillet. Par suite de la haute température, un assez grand nombre d'individus se décomposent; le 19 août, il ne reste plus que 21 individus. Deux mois plus tard, commence la ponte des cocons; le premier cocon est pondu le 26 octobre. Du 26 octobre 1920 au 4 janvier 1921, cette culture me donne 12 cocons. Mais, à partir du 3 novembre, les animaux de cette culture présentent un grand nombre de déchirures pathologiques tout à fait analogues à celles que j'ai décrites, p. 378. Tantôt un orifice se perce au milieu du corps, s'élargit et sépare deux fragments qui dégènèrent; tantôt c'est une encoche latérale qui se creuse et aboutit au même résultat. Ces processus intéressent aussi bien la tête que la partie postérieure, ou le milieu du corps. Tous les individus de la culture se sont ainsi successivement lacérés, et le 20 janvier, il ne restait plus qu'un individu intact que j'ai fixé pour l'étude: il était complètement sexué, mais sans altération pathologique reconnaissable.

Il est impossible d'attribuer ces phénomènes à de mauvaises conditions, car ils se sont produits justement à un moment où la température était basse (8 à 11°) et l'aération très suffisante. Des individus asexués cultivés exactement dans les mêmes conditions n'ont nullement présenté de telles altérations. Je vois dans ces lacérations ou déchirures suivies, en général, de décomposition, une manifestation de la sénescence; nous verrons plus loin qu'elle est corrélative d'un état d'extrême différenciation. Au premier abord, cette assimilation de ces déchirures ou lacérations à des marques de sénilité peut paraître bizarre; cela tient à ce que, malgré nous, nous nous représentons la vieillesse par les caractères qu'elle présente chez les Vertébrés, l'Homme en particulier, alors qu'en fait, les processus de sénescence sont certainement extrêmement différents chez les Invertébrés.

Il paraît bien établi par ces observations que le cycle sexuel de *Pol. cornuta* ne dure qu'une année; et il semble qu'il ne se produit qu'une seule fois, et non plusieurs comme chez *Pl. poly-*

chroa (p. 442), *Pl. gonocephala* (STOPPENBRINK, 1904, 1905), et *Pl. torva* (MATTIESEN, 1904). Il semble qu'après avoir pondu un petit nombre de cocons (un ou deux) l'animal meurt. Il en serait de même pour *Dendrocelum lacteum* d'après IJIMA (1884). Les conditions sont-elles les mêmes dans la nature ? Il est difficile de le prouver.

c) Les conclusions précédentes sont renforcées par les observations suivantes : j'ai déjà dit (p. 481, en note) qu'il m'a été impossible d'obtenir des cocons à partir d'individus primitivement asexués et qui ont évolué ultérieurement vers la sexualité. Et, voici pourquoi : les individus asexués sont extrêmement résistants, et, pendant la phase agamogénétique, la mortalité est presque nulle ; mais dès qu'ils ont atteint la maturité génitale, ils présentent pour la plupart des lacérations et déchirures analogues à celles que j'ai signalées précédemment. J'en citerai deux exemples. J'isole le 10 janvier 1920, un fragment produit par scissiparité (n° 3.1). Ce fragment se transforme en une petite Planaire asexuée qui se coupe 12 fois (la première fois le 23 février, la dernière le 16 septembre). Lors de la dernière scission l'animal présente déjà des ébauches d'organes copulateurs. Fin septembre, il est nettement sexué. Le 6 décembre, il présente une échancrure à la partie supérieure du corps, elle s'élargit, les jours suivants, et le 10 décembre l'animal est presque complètement séparé en deux parties. Je le fixe, et constate qu'il est parfaitement sexué et bourré de vitellogène. Le cas du n° 3.5 est très analogue ; cet individu est produit par scissiparité le 10 janvier. Il se transforme en une Planaire asexuée qui se divise 12 fois (la première fois le 1^{er} mars, la dernière le 13 septembre) ; le 16 octobre, je note que cet animal évolue vers la sexualité ; le 6 décembre cet individu paraît malade, se lacère et je le trouve décomposé le 9 décembre. Je pourrais encore signaler plusieurs cas semblables, mais ce serait allonger une liste fastidieuse sans apporter aucun fait nouveau.

Je considère donc comme bien établis les faits suivants : les Planaires asexuées sont très résistantes ; la mortalité dans les cultures est extrêmement faible ; quand ces animaux meurent (par suite d'une trop grande élévation de température, par exemple), ils se décomposent rapidement, mais ne présentent

pas de lacérations ou échancrures d'aucune sorte. Lorsque ces animaux deviennent sexués, la plupart sont le siège de déchirures qui provoquent, en général, la mort de l'individu. Je considère que ces lacérations représentent des processus de vieillissement : ils sont en rapport avec l'état très différencié de l'organisme, et en particulier avec l'élaboration du vitellogène. Il est, en effet, très remarquable de constater que tous les individus qui se lacèrent sont abondamment bourrés de vitellogène ; je note cette corrélation sans qu'il me soit possible de préciser, au juste, quel est le rapport entre ces deux phénomènes. S'agit-il là de quelque transformation interne, ou cette accumulation de vitellogène rend-elle l'animal plus sensible aux actions extérieures ? Je ne sais.

Les cas de lacération signalés chez les Planaires par nombre d'auteurs (voir p. 378) ne sont probablement que des cas de sénescence qu'ils n'ont pas su interpréter. Ces processus qui sont activés par les mauvaises conditions (haute température, aération insuffisante, etc.) sont d'une nature si spéciale qu'il est difficile d'en comprendre la signification au premier abord ; et ce n'est qu'à la suite de longues cultures que je suis arrivé à l'interprétation précédente qui me paraît la plus satisfaisante.

Le début de ce paragraphe a été consacré aux faits et expériences ; il nous faut maintenant les interpréter, et examiner la façon dont ils s'accordent avec les diverses théories proposées ; il faudra aussi nous efforcer de comprendre en quoi consiste le rajeunissement et rechercher s'il est lié ou non à un mode spécial de reproduction, ou même à toute reproduction.

Les théories relatives au vieillissement et à la mort sont nombreuses, et je n'ai pas l'intention de les discuter ici en détail :

WEISMANN (1881) considère la mort comme un phénomène d'adaptation, et suppose que la durée de la vie est réglée par les conditions de vie et de reproduction. Les théories ultérieures se sont placées généralement sur un terrain plus physiologique : METCHNIKOFF (1902) se fondant, d'ailleurs, presque exclusivement sur des recherches ayant trait aux Vertébrés, admet que la sénilité est une conséquence des processus d'intoxication résultant principalement des toxines mises en liberté par les innombrables bactéries du gros intestin. LOEB (1908)

rejette les théories généralement adoptées et leur adresse des critiques peu justifiées, semble-t-il. Des expériences sur des œufs d'Oursins soumis à des températures élevées le conduisent à supposer que la mort résulte de la destruction de certaines substances spécifiques ; mais ses observations sont assez peu probantes [voir, en particulier, la critique de CHILD (1915, p. 309)], et sa théorie montre surtout le besoin qu'éprouve le grand physiologiste américain de donner pour tous les phénomènes vitaux une explication purement chimique.

Enfin, il est une dernière théorie sur laquelle j'insisterai un peu plus longuement, car elle me semble de beaucoup la plus satisfaisante, et que les faits que j'ai observés chez les Planaires la confirment entièrement. Elle voit dans le vieillissement une conséquence de la différenciation ; inversement, le rajeunissement pourrait se produire quand il y aurait dédifférenciation de l'organisme. Cette théorie n'est pas nouvelle : elle a déjà été nettement exprimée en 1851 par le botaniste ALEXANDER BRAUN ; il est, le premier, je crois, qui ait établi que le rajeunissement des organismes était possible en dehors de toute reproduction, et était une conséquence de la dédifférenciation ; il l'exprime en ces termes à la page 5 de son travail : « Die Verjüngung erscheint uns zunächst als ein Zurückgehen auf einen früheren Lebenszustand, wodurch ein Ausgangspunkt erneuerten Fortschrittes gewonnen wird ». Cette théorie a été appliquée au règne animal et complétée et amplifiée par GOETTE (1883), E. SCHULTZ (1903), MINOT (1908) et récemment par CHILD (voir, en particulier son ouvrage d'ensemble paru en 1915). La sénescence est une conséquence de la différenciation ; chez les animaux supérieurs, elle aboutit fatalement à la mort, par suite du faible pouvoir de réversion des cellules ; chez nombre d'Invertébrés, au contraire, la dédifférenciation peut être poussée fort loin ; elle provoque alors un rajeunissement de l'organisme.

Cette théorie rend fort bien compte des faits observés chez des Planaires : grande résistance des individus asexués peu différenciés ; décomposition des animaux sexués parvenus au maximum de différenciation. Elle permet de comprendre comment, chez les Planaires, et chez d'autres groupes, la reproduction asexuée peut se maintenir indéfiniment, sans qu'il y ait

jamais intervention de la fécondation. L'une des conséquences les plus intéressantes de la théorie, mais qui est encore loin d'avoir été mise en pleine lumière, est de montrer que le rajeunissement est parfois indépendant de toute reproduction. CHILD a établi que l'inanition qui, chez les Planaires fait disparaître les gonades et ramène l'animal à un état asexué, peu différencié, s'accompagnait d'un véritable rajeunissement et permettait à l'animal de parcourir à nouveau un autre cycle; un individu partiellement affamé serait pour ainsi dire immortel. Les quelques expériences que j'ai faites confirment ces conclusions; les Planaires affamées sont beaucoup plus résistantes que les témoins sexuels.

L'enkystement de *Pl. velata*, étudié par CHILD (1913 *b*, 1914 *a*) est tout à fait indépendant de la reproduction, mais il provoque un rajeunissement de l'organisme.

Quand l'attention aura été attirée sur ces phénomènes, il est probable qu'on en trouvera beaucoup d'autres exemples; les quelques faits que je signale ci-dessous semblent bien indiquer qu'ils ne doivent pas être rares.

J. MURRAY (1907) a décrit avec soin l'enkystement d'un Tardigrade, *Macrobiotus dispar*; cet enkystement s'accompagne d'une régression de tous les organes; au bout d'une semaine, l'animal est transformé en une masse amorphe, sans structure; il s'édifie ensuite à partir de cette masse, un nouvel animal qui émergera ultérieurement du kyste. Il s'agit là d'un processus de dédifférenciation qui est peut-être accompagné de rajeunissement, quoique l'auteur n'ait point porté son attention sur ce point (1).

HICKERNELL (1914, 1917) a étudié l'enkystement d'un Rotifère, *Philodina roseola*; l'enkystement qui se produit sous l'action de la dessiccation, provoque des changements notables dans la structure des noyaux (disparition du caryosome, épaississement de la membrane nucléaire, etc.); l'enkystement est suivi d'un accroissement de la reproduction; il y a là très probablement

(1) Des phénomènes de dédifférenciation analogues, mais d'une signification probablement différente sont connus chez la nymphe hypopiale de certains Acariens, du genre *Tyroglyphus* (MICHAEL, 1901, p. 168-170), chez les nymphes des mâles de Coccides (O. SCHMIDT, 1885; WITLACZIL, 1886), le nauplius des Monstrilides (MALAQUIN, 1901), la larve kentrogone de la Sacculine (DELAGE, 1884).

un processus de rajeunissement indépendant de la reproduction.

CALKINS (1916) voit aussi dans l'enkystement des Infusoires, un mode de rajeunissement.

Ces processus ne sont pas non plus inconnus chez les Végétaux ; sans reprendre les vieux exemples d'A. BRAUN, on peut citer le Myxomycète, *Badhamia utricularis*, étudié récemment par JAHN (1920), qui se rajeunit périodiquement par dessiccation.

Quoique ces faits soient encore peu nombreux et que leur signification profonde n'ait presque jamais été dégagée ils rendent vraisemblable l'existence très générale des processus de rajeunissement ; ce rajeunissement se produit par les moyens les plus variés, mais il est toujours en rapport avec une dédifférenciation, un retour de l'organisme à un état plus simple.

Cette théorie qui voit dans la différenciation une cause de sénescence, et dans la dédifférenciation un moyen de rajeunissement, me paraît donc renfermer une très grande part de vérité. Elle nous permet, encore que nous soyons mal fixés sur le mécanisme intime des processus mis en jeu, d'expliquer les phénomènes de rajeunissement qui se produisent chez les Invertébrés, et qui bouleversent toutes les anciennes conceptions établies sur l'étude des seuls Vertébrés. Elle montre que la mort n'est ni nécessaire ni générale dans le règne animal, et qu'il est possible de prolonger indéfiniment la vie de certains animaux, autres que les organismes unicellulaires. Si cette théorie n'entraîne pas d'applications directes pour l'Homme, et s'il ne faut pas espérer y trouver le panacée universel qui préservera l'humanité de la vieillesse et de la mort, on ne peut lui dénier son extrême fécondité et son grand intérêt philosophique.

RÉSUMÉ

1) Quatre espèces de Planaires triclades paludicoles se reproduisent par division, en Europe. Ce sont : *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina*, *Pl. villa* et *Pl. subtentaculata*. La distribution géographique de ces espèces est étudiée dans le Chap. I.

2) Les Planaires triclades paludicoles qui se reproduisent par division sont assez nombreuses. J'en donne la liste, p. 370.

3) La scission est un phénomène très rapide ; elle résulte de l'arrachement qui se produit entre la partie antérieure et la partie postérieure réagissant indépendamment.

La division normale est très différente des lacérations pathologiques qui affectent les Planaires soumises à de mauvaises conditions, ou malades ou âgées.

4) Le plan de scission n'est pas strictement déterminé ; il peut passer, soit en arrière, soit au milieu, soit en avant de la cavité pharyngienne. La scission prépharyngienne doit être considérée comme une conséquence de l'accélération du rythme de la division.

5) La scission est un phénomène spontané, rythmique et périodique ; l'intervalle d'une fission à la suivante varie dans de très larges limites.

6) La scission est le résultat d'un simple arrachement mécanique ; elle n'est pas due à la formation de zoïdes successifs, comme le prétend CHILD.

La scission des Planaires n'est pas un phénomène de reproduction absolument fixé et rigoureusement établi ; mais ce n'est pas non plus une simple autotomie ; c'est un phénomène intermédiaire.

7) La température accélère le rythme de la scission, mais de façon beaucoup plus intense que la croissance ; scission et croissance sont des phénomènes de nature très différente.

8) La division reconnaît pour causes un manque de corréla-

tions entre les différentes parties de l'individu. La décapitation, en supprimant le système de commande de l'animal, accélère la scission. Mais la décapitation n'a d'action que sur les individus qui sont déjà capables de se diviser spontanément dans les conditions normales.

9) Il est impossible d'attribuer la scission des Planaires à l'action des facteurs externes. La scission est probablement apparue par mutation dans une série d'espèces appartenant toutes (sauf *Polycelis cornuta*) au genre *Planaria*.

10) La scission des Planaires est un phénomène très spécial qui n'a guère d'analogues dans le règne animal ; le seul processus dont on puisse la rapprocher est la lacération pédale de certaines Actinies.

11) Beaucoup d'éléments sont capables, chez les Planaires, de se différencier, de revenir à l'état embryonnaire, et d'évoluer ensuite dans une nouvelle direction. C'est ainsi que les cellules qui ont servi à former l'appareil copulateur peuvent redonner ultérieurement naissance à un pharynx.

12) La régénération des glandes génitales est possible chez les Planaires ; elle se produit à partir de « cellules souches » qui dérivent directement des blastomères et qui ont conservé leurs caractères et leurs potentialités embryonnaires. La régénération des gonades n'est pas un processus spécial, mais un cas limite du phénomène très général de régénération. La régénération des glandes génitales est cependant plus difficile que le développement de celles-ci dans le jeune animal sorti de l'œuf ; c'est ce qui explique que les Planaires scissipares sont généralement asexuées.

13) Les testicules tiennent sous leur dépendance l'évolution des organes copulateurs ; leur action est probablement de nature hormonique.

14) Le mode de reproduction, sexué ou asexué, est déterminé essentiellement par des facteurs héréditaires. Les conditions externes accélèrent ou retardent telle ou telle phase du cycle, mais n'ont pas le rôle déterminant qu'on leur a souvent attribué.

Les deux modes de reproduction s'excluent réciproquement ; la cause de cet antagonisme est encore mal connue. Tout ce que l'on peut dire, c'est que : a) La reproduction asexuée est liée à une structure indifférenciée ; la reproduction sexuée est cor-

relative d'un maximum de différenciation. *b)* L'état sexué ne fait pas disparaître, de façon définitive, le réflexe de scission, il ne fait que l'inhiber provisoirement. Ce réflexe persiste toujours à l'état latent, et on peut le mettre, à nouveau, en évidence par divers artifices.

13) Le déterminisme et le rôle de la fécondation sont encore inconnus.

16) La théorie qui voit dans la différenciation une cause de vieillissement, et dans la dédifférenciation une source de rajeunissement, rend fort bien compte des faits observés chez les Planaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1882. ANDRES (A.). — Intorno alla scissiparità delle attinie. — *Mittheil. Zool. Stat. Neapel.*, III.
1827. BAER (C. E. VON). — Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. VI. Ueber Planarien. — *Nov. Act. Acad. Leop. Carol.*, XIII.
1864. BALSAMO-CRIVELLI. — *Notizie naturali e chimico-agronomiche sulla provincia di Pavia*. Pavia.
1901. BARDEEN (C. R.). — On the Physiology of *Planaria maculata*, with especial reference to the Phenomena of Regeneration. — *Americ. Journ. Physiol.*, V.
1902. — Embryonic and regenerative development in Planarians. — *Biol. Bull.*, III.
1909. BEAUCHAMP (P. DE). — *Plagiostoma lemani* (Du Plessis) et *Polycelis felina* (Dalyell) [*cornuta* (Johnson)] aux environs de Paris. — *Bull. Soc. Zool. France*, XXXIV.
1913. — Turbellariés, Trématodes et Gordiacés. — *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912)*. Paris.
1918. — Notes faunistiques. Quelques formes rares ou intéressantes de la région parisienne. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIII.
1920. — Turbellariés et Hirudiées (Première Série) — *Biospeologica*. — *Arch. Zool. Experiment.*, XL.
1918. BEHRE (E. H.). — An experimental study of acclimatation to temperature in *Planaria dorotocephala*. — *Biol. Bull.*, XXXV.
1892. BERGENDAL. — Studien über Turbellarien. I. Ueber die Vermehrung durch Quertheilung des *Bipalium kewense* Moseley. — *Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* Stockholm, XXV.
1911. BERNINGER (J.). — Die Einwirkung des Hungers auf Planarien. — *Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol.*, XXXIII.
1897. BLANCHARD et RICHARD. — Sur la faune des lacs élevés des Hautes-Alpes. — *Mém. Soc. Zool. France*, X.
1909. BLARINGHEM (L.). — La parthénogenèse des plantes supérieures. — *Bull. Scientif. France et Belgique*, XLIII.
1898. BÖHMIG (L.). — Die Turbellarien Ost-Afrikas. — *Deutsch-Ost-Afrika*. Berlin, IV.
1902. — III. Bryozoen und Würmer. Turbellarien : Rhabdocœliden und Tricladiden. Hamburg
Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1892-93.
1909. — Turbellaria, Strudelwürmer. II. Tricladida. — *Die Süßwasserfauna Deutschlands*. Jena.
1893. BORELLI (A.). — Osservazioni sulla *Planaria alpina* (Dana) e Catalogo dei Dendroceli d'acqua dolce trovati nell' Italia del Nord. — *Bollet. Mus. Zool. Anat. Compar. R. Università*. Torino, VIII, n° 137.

1895. BORELLI (A.). — Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. XIII. Planaria d'acqua dolce. — *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univer.* Torino, X, n° 202.
1897. — *Id.* — *Ibid.*, XII n° 288.
1905. — Sulla presenza della *Planaria alpina* e della *Polycelis cornuta* nei Pirenei. — *Bollet. Mus. Zool. Anat. Compar.* Torino, XX, n° 483.
1917. BORING (A. M.) et PEARL (R.). — Sex studies. IX. Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken. — *Anat. Rec.*, XIII.
1912. BORNHAUSER. — Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* Leipzig. Biol. Suppl. IV.
1917. BRACHET (A.). — *L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse.* Paris.
1900. BRANDES. — Das Vorkommen von *Planaria alpina* nördlich vom Harz. — *Zeitsch. f. Naturwiss.* Halle, LXXIII.
1891. BRAUER (A.). — Ueber die Entwicklung von *Hydra*. — *Zeit. wiss. Zool.*, LII.
1851. BRAUN (ALEX.). — *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze.* Leipzig.
1910. BRESSLAU. — Die Verbreitung der Alpenplanarien und ihr Vorkommen in den Vogesen. — *Mitt. philom. Ges. Elsass-Lothr.*, IV.
1907. BRINKMANN (A.). — Om *Planaria alpina*'s forekomst i Danmark. — *Vidensk. Meddel. naturh. For.* Kjobenhavn.
1908. BRUYANT. — Sur la présence de *Planaria alpina* en Auvergne. — *C. R. Ac. Sciences.* Paris, CXLVII.
- 1883, a. BÜLOW (G. von). — Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (*Lumbriculus variegatus* Gr.). — *Archiv. Naturgesch.*, XLIX.
- 1883, b. — Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus* nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. — *Zeit. wiss. Zool.*, XXXIX.
1912. BURR (A.). — Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süßwassertricliden. — *Zool. Jahrb. Abt. System.*, XXXV.
1915. CALKINS (G. N.). — Cycles and Rhythms and the Problem of « Immortality » in *Paramœcium*. — *Americ. Natural.*, XLIX.
1916. — General biology of the Protozoan life cycle. — *Americ. Natur.*, L.
1911. CARY (LEWIS R.). — A study of pedal laceration in Actinians. — *Biol. Bull.*, XX.
1911. CASTLE et PHILLIPS. — On germinal transplantation in Vertebrates. — *Carnegie Institution Washington. Public.* n° 144.
1913. — Further experiments on ovarium transplantation in guinea-pigs. — *Science*.
1913. CAULLERY (M.). — *Les problèmes de la sexualité.* Paris.
1919. CAULLERY (M.). et MESNIL (F.). — *Xenoceloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus*. — *Bull. Biol. France et Belgique*, LIII.
1907. CERNY. — Versuche über Regeneration bei Süßwasser- und Nacktschnecken. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIII.
1920. CHAMPY — (CH.). — Notes de biologie cytologique. — Quelques résultats de la méthode de culture des tissus. VI. Le testicule. — *Archiv. Zool. Exper.*, LX.
1892. CHICHKOFF (G.). — Recherches sur les Dendrocoèles d'eau douce (Triclades). — *Archiv. Biologie.* Gand, XII.

1903. CHICKOFF (C.). — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy. — *Arch. Zool. Expér.* 4^e sér., T. I.
1906. CHILD (C. M.). — The relation between Regulation and Fission in *Planaria*. — *Biol. Bull.*, XI.
1907. — Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. — *Biol. Bull.*, XII et XIII.
- 1910, a. — Physiological isolation of parts and fission in *Planaria*. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXX.
- 1910, b. — Analysis of form regulation with the aid of anaesthetics. — *Biol. Bull.*, XVIII.
1911. — Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. I. The axial gradient in *Planaria dorotocephala* as a limiting factor in regulation. — *Journ. Exper. Zool.*, X.
1912. — The process of reproduction in organisms. — *Biol. Bull.*, XXIII.
- 1913, a. — Studies... V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in *Planaria dorotocephala* and its value as a method of investigation. — *Journ. Exp. Zool.*, XIV.
- 1913, b. — The asexual cycle of *Planaria velata* in relation to senescence and rejuvenescence. — *Biol. Bull.*, XXV.
- 1914, a. — Asexual breeding and prevention of senescence in *Planaria velata*. — *Ibid.*, XXVI.
- 1914, b. — Starvation, Rejuvenescence and Acclimatation in *Planaria dorotocephala*. — *Archiv. Entwicklungsmec.* XXXVIII.
1915. — *Senescence and Rejuvenescence*, Chicago.
1891. COLLIN (A.). — Ueber *Planaria alpina* Dana. — *Sitz. Ber. Gesell. naturforsch. Freunde*, Berlin.
1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. — *C. R. Ac. Sc. Paris* CLXXIII.
1921. CUÉNOT. — *La genèse des espèces animales*. Paris, 2^e éd.
1914. CUÉNOT (L.) et MERCIER (L.). — Sur quelques espèces reliques de la faune de Lorraine. La vie épigée de *Niphargus aquilex* Schiøedte. — *Bull. Soc. Zool. France*, XXIX.
1920. CUNNINGTON (W. A.). — The fauna of the African Lakes : a Study in comparative Limnology with special reference to Tanganyika. — *Trans. Zool. Soc. London*.
1902. CURTIS (W.-C.). — The Life History, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. — *Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.*, XXX.
1814. DALYELL (J.-G.). — *Observations on some interesting phenomena in animal physiology exhibited by several species of Planaria*. Edinburgh.
1848. — *Rare and remarkable animals of Scotland, represented from living subjects*. London.
1762. DANA (J.-P.-M.). — De hirudinis nova specie, noxa, remediisque adhibendis (*H. alpina*). — *Mélanges de philosophie et de mathém. de la Soc. Roy. de Turin*, III.
1916. DEHORNE (L.). — Les Naïdimorphes et leur reproduction asexuée. — *Archiv. Zool. Expér.*, LVI.
1884. DELAGE (YVES). — Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thomps), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. — *Arch. Zool. Expér.*, 2^e sér., II.

1903. — *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*. Paris, 2^e édit.
1830. DES MOULINS (CHARLES). — Notice sur la ponte de la *Planaire lactée* Müll., — *Ann. Soc. Lin. Bordeaux*, IV, n^o 21.
1775. DICQUEMARRE. — A second Essay on the natural history of the Sea-Anemones. — *Philosoph. Transac.*, LXV.
1914. DONCASTER (L.). — *The determination of sex*. — *Cambridge University Press*.
1801. (an IX). — DRAPARNAUD. — *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*. — Montpellier et Paris.
1896. DRIESCH (H.). — Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei *Tubularia*. — *Vierteljahr. Naturforsch. Gesell. Zurich.*, XLI.
1828. DUGÈS. — Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. — *Ann. Sci. Nat.*, XV.
1830. — Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. — *Ibid.*, XXI.
1897. DUPLESSIS. — Turbellaires des cantons de Vaud et de Genève. — *Rev. Suisse Zool.*, V.
1896. DUYN (J. van). — Ueber Heteromorphose bei Planarien. — *Pflüger's Arch. Physiol.*, LXIV.
1906. ENSLIN (E.). — Die Höhlenfauna des fränkischen Jura. — *Mitteil. Kgl. Natur. Kab., Stuttgart*. — Nürnberg., XXXVIII.
1907. — Die Verbreitung der Planarien im Gebiete der Wiesent. — *Mitth Naturhist. Ges. Nürnberg*, I.
1904. FRÉDÉRICQ (L.). — La faune et la flore glaciaire du plateau de la Baraque Michel. — *Bull. Acad. Royale Belgique*.
1905. — Présence de la *Planaria alpina* en Belgique. — *Ibid.*
1894. FUHRMANN (O.). — Die Turbellarien von der Umgebung von Basel. — *Rev. Suisse Zool.*, II.
- 1914, a. — Zwei neue Landplanarien aus der Schweiz. — *Rev. Suisse Zoolog.*, XXII.
- 1914, b. — Turbellariés d'eau douce de Colombie. — Voyage d'Exploration scientifique en Colombie par O. Fuhrmann et E. Mayor. — *Mém. Soc. Neuchâtel. Sc. Natur.*, V.
1916. FULINSKI. — Die Keimblätterbildung bei *Dendrocælum lacteum*. — *Zool. Anz.*, XLVII.
1895. GARBINI (A.). — Appunti per una limnobiologia italiana. II. Platodes, Vermes e Bryozoa del Veronese. — *Zool. Anz.*, XVIII.
1889. GEDDES (P.) et THOMSON (J. A.). — *The Evolution of Sex*. London.
1919. GHISALBERTI (R.). — La pluriocularita nella « *Planaria polychroa* ». — *Rivista di Biologia*, I.
1879. GIARD (A.). — *Planaria viganensis*. — *Bull. Scientif.*, XI (et *Œuvres diverses*, t. II, p. 176).
- 1887, a. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. — *Bull. Scientif.*, XVIII.
- 1887, b. — L'autotomie dans la série animale. — *Rev. Scientif.*, 3^e sér., XIII.
1905. — L'Évolution dans les Sciences biologiques. — *Rev. Scientifique*, 5^e sér., IV.
1911. GLEY (E.). — Le néo-vitalisme et la physiologie générale. — *Revue Scientifique*, XLIX.
1883. GOETTE (A.). — *Ueber den Ursprung des Todes*. Hamburg.

1907. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolyten. — *Zeit. Wiss. Zool.*, LXXXVII.
1916. GOODALE (H. D.). — Gonadectomy in relation to the secondary sexual characters of some domestic birds. — *Carnegie Instit. Washington. Public n° 243*.
1917. GOULD (H. N.). — Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*. — *Journ. Exper. Zool.*, XXIII.
1882. GRAFF (L. VON) — *Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida*. Leipzig.
1899. — *Id. II. Tricladida terricola (Landplanarien)*.
1915. GRAVIER. — Sur un phénomène de multiplication par scissiparité longitudinale chez un Madréporaire (*Schizocyathus fissilis*). — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLX.
1887. HALLEZ (P.). — Embryogénie des Dendrocoèles d'eau douce. — *Mém. Soc. Sc. Lille*, 4^e sér., XVI.
1892. — Classification des Triclades. — *Bull. Soc. Zool. France*, XVII.
- 1890-93. — Catalogue des Turbellariés (Rhabdocœlides, Triclades et Polyclades) du Nord de la France et de la Côte Boulonnaise récoltés jusqu'à ce jour. — *Rev. Biol. Nord France*, II-V.
1911. HANKO. — Beiträge zur Planarienfauna Ungarns. — *Zool. Anz.*, XXXVII.
- 1913-1919. HARGITT (G. T.). — Germ cells of Coelenterates. I, II, III, IV, V, VI. — *Journ. Morph.*, XXIV, XXVII, XXVIII, XXXI, XXXIII.
1912. — HARMS (W.). — Ueberpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. — *Archiv. Entwickelungsmec.*, XXXIV.
1917. HARTMANN (M.). — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels. II. — *Sitzb. Kgl. preuss. Akad. Wiss.*, LI.
1914. HEGNER (R. W.). — *The germ-cell cycle in animals*. New-York.
1914. HERTWIG (R.). — Ueber Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. — *Biol. Centralbl.*, XXXIV.
1897. HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXII.
1914. HICKERNELL (L. M.). — A preliminary account of some cytological changes accompanying dessiccation. — *Biol. Bull.*, XXVII.
1917. — A study of dessiccation in the Rotifer, *Philodina roseola*, with special reference to cytological changes accompanying dessiccation. — *Ibid.*, XXXII.
1908. HOFSTEN (N. VON). — *Planaria alpina* im nordschwedischen Hochgebirge. — *Arkiv för Zoologi*, IV, n° 7.
1917. — Turbellarien der nordschwedischen Hochgebirge. — *Naturwiss. Unters. Sarekgebirge in Schwed. Lappland*, IV, Zool.
1920. — *Planaria alpina* som glazialrelikt på Bornholm jämte några ord om landfaunans invandring till Bornholm. — *Vidensk. Meddel. fra Dansk naturhist. For. Kjobenhavn*, LXXI.
1920. HYMAN (L.-H.). — Physiological Studies on *Planaria*. IV. A Further Study of Oxygen Consumption during Starvation. — *Americ. Journ. Physiol.*, LIII.
1884. IJIMA (I.). — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen). — *Zeit. wiss. Zool.*, XL.
1887. — Ueber einige Tricladen Europas. — *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*. Tokyo, I.

1916. IJIMA et KABURAKI. — Preliminary descriptions of some Japanese Triclad. — *Annot. Zool. Japon*, IX.
1920. JAHN (E.). — Lebensdauer und Alterserscheinungen eines Plasmodiums (Myxomycetenstudien, X). — *Ber. d. deutsch. Bot. ges.*, XXXVII.
1897. JAMESON (H.-L.). — Excursion to Ferns. — *The Irish Naturalist*, VII, p. 279.
1912. JANDA (V.). — Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* Hoff. — *Archiv. Entwickelungsmec.*, XXXIII et XXXIV.
1918. — O regeneraci pohlavních organu Oligochaetu. — *Vestník Kraľovské ceske společnosti nauk*. Prag.
1916. JENNINGS. — Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*. — *Genetics*, I.
1822. — JOHNSON (J.-R.). — Observations on the genus *Planaria*. — *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Part. II.
1825. — Further observations on *Planaria*. — *Ibid.*, Part. II.
1865. JOHNSTON (G.-A.). — *Catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum*. London.
1912. KAMMERER (P.). — Ursprung der Geschlechtsunterschiede. — *Fortschrit. naturwiss. Forsch.* Berlin und Wien, V.
1894. KELLER (J.). — Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. — *Jen. Zeit. Naturwiss.*, XXVIII.
1883. KENNEL (J.). — Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad. — *Arb. Zool. Institut. Würzburg*. Wiesbaden, VI.
1889. — Untersuchungen an neuen Turbellarien. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog.*, III.
1919. KOLLMANN (M.). — Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LXXXII.
1919. KORNHAUSER (S.-I.). — The sexual characteristics of the Membracid, *Thelia bimaculata*. — I. External changes induced by *Aphelopus theliae* Gahan. — *Journ. Morphol.*, XXXII.
1912. KOROTNEFF (A.-A.). — Die Planarien des Baikal-Sees (Tricladen). — *Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Baikal-See*. Kiew et Berlin, V.
1906. KORSCHOLT (E.). — Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren. — *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell.*, XVI.
1907. — *Regeneration und Transplantation*. Jena.
1914. — Ueber das Verhalten verschiedener wirbelloser Tiere gegen niedere Temperaturen. — *Zool. Anz.*, XLV.
1910. KORSCHOLT et HEIDER. — *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosten Thiere*. IV. *Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration*. Jena.
1906. LAIDLAW (F.-F.). — Zoological Results of the third Tanganyika Expedition, conducted by Dr. Cunningham, 1904-1905. — *Proc. Zool. Soc. London*.
1904. LAMPERT (K.). — Verbreitung der dendrocölen Strudelwürmer in Süddeutschland. — *Jahreshefte Ver. Naturk. Württemberg*, Stuttgart, LX.
1912. LANG (PAUL). — Ueber Regeneration bei Planarien. — *Archiv. mikros. Anat.*, LXXIX.
1876. LATZEL (R.). — Beiträge zur Fauna Kärntens. — *Jahrb. naturwiss. Landesmuseum. Kärnten*. Klagenfurth, XII.
1904. LAUTERBORN (R.). — Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. — *Mittheil. d. Pollichia*. Ludwigshafen.

1921. LA VAULX (R. DE). — L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère (*Daphnia atkinsoni*). — *Bull. Biol. France et Belgique*, LV.
1891. LEHNERT. — Beobachtungen an Landplanarien. — *Archiv. Naturg.*, LVII.
1881. LEYDIG (Fr.). — Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngesbirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheintal. — *Verhandl. naturh. Ver. preuss. Rheinl. Westfal.*, XXXVIII.
1897. LILLIE et KNOWLTON. — On the Effects of temperature on the development of Animals. — *Zool. Bull.*, I. •
1921. LIPSCHUTZ (A.). — L'action spécifique de la sécrétion interne des glandes sexuelles et l'hypothèse de l'asexualité de la forme embryonnaire. — *Rev. scientif.*, LIX.
1914. LLYOD (D.-J.). — The influence of osmotic pressure upon the regeneration of *Gunda ulvae*. — *Proc. Roy. Soc. London*, Sér. B., LXXXVIII.
1918. LOBETTI-BODONI (LUISA). — Sulla *Planaria subtentaculata* Drap. e sulla sua divisione spontanea. — *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univers. TORINO*, XXXIII, n° 728.
1918. — Influenza della stagione, della temperatura, della nutrizione sulla moltiplicazione per scissione spontanea della *Planaria subtentaculata* Drap. — *Ibid.*, n° 729.
1908. LOEB (J.). — Ueber den Temperatur-Koefficienten für die Lebensdauer Kaltblüthiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. — *Archiv. f. ges. Physiol.*, CXXIV.
1902. LOISEL (G.). — Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LIV et *C. R. Assoc. Anat. Liège*, V.
1908. LUTHER. — Ueber das Vorkommen von *Planaria alpina* Dana in Lappland. — *Meddel. Soc. pro Fauna et Flora fennica*. Helsingfors, XXXIV.
1901. MALAQUIN (A.). — Le parasitisme évolutif des Monstrillides. — *Archiv. Zool. Exper.*, 3^e Sér., IX.
1920. — Reproduction sexuée et reproduction asexuée. — *C. R. Ac. Sciences*. Paris, CLXXI.
1904. MATTIENEN (E.). — Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocœlen. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXXVII.
1900. MAUPAS (E.). — Modes et formes de reproduction des Nématodes. — *Arch. Zool. Exper.*, 3^e Sér., t. VIII.
1919. — Expériences sur la reproduction asexuelle des Oligochètes (Oeuvre posthume). — *Bull. Biol. France et Belgiq.*, LIII.
1911. MEISENHEIMER (J.). — Ueber die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. — *Zool. Anz.*, XXXVIII.
1911. MEIXNER et MUTH. — Report on a Collection of aquatic animals made in Tibet by Capt. F. H. Stewart, during the year 1907. III. Turbellaria. — *Rec. Ind. Museum*, VI.
1909. MERCIER. — Sur la présence de *Planaria alpina* aux environs de Nancy. — *Arch. Zool. Exp.*, 5^e Sér., I.
1912. — A propos de la note de M. Virieux. — *Feuille Jeunes Natur.*, 5^e Sér., XLII, n° 493.
1920. — Contribution à l'étude de la faune du département du Calvados (*Turbellariés*). — *Bull. Soc. Linnéenne Normandie*. Caen, 7^e Sér., t. III.
1883. METCHNIKOFF (E.). — Die Embryologie von *Planaria polychroa*. — *Zeit. Wiss. Zool.*, XXXVIII.

1902. — *Etudes sur la nature humaine*. Paris.
1901. MICHAEL (A. D.). — British Tyroglyphidæ. — *Ray Society*. London, I.
1907. MICOLETZKY. — Zur Kenntniss des Nerven und Excretionssystems einiger Süsswassertricliden nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von *Planaria alpinæ*. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXXXVII.
1911. — Zur Kenntniss des Faistenauer Hintersees bei Salzburg, mit besonderer Berücksichtigung faunistischer und fischereilicher Verhältnisse. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, III.
1919. MIGOR (A.). — Du mode de reproduction par lacération chez un Bunodidæ, *Bunodes verrucosus* Pennant. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIV.
1908. MINOT (C. S.). — *The problem of age, growth and death*. New-York.
1888. MONIEZ (R.). — Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille. — *Rev. biol. Nord. France*. Lille, I.
- 1912, a. MONRI (A.). — La rigenerazione degli ovari nelle planarie. — *Archiv. zool. Ital.* Napoli, VI.
- 1912, b. — Sopra un caso di ovari diffusi in un triclade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno sporozoo. — *Ibid.*
1900. MONTI (R.). — L'hétéromorphose chez les dendrocœles d'eau douce et en particulier de la « *Planaria alpina* ». — *Archiv. italien. biolog.* Turin, XXXIII.
1904. — Limnologische Untersuchungen über einige italienische Alpengseen. — *Forschungsberichte biolog. Stat. zu Plön*. Stuttgart, XI.
1906. — Recherches sur quelques lacs du Massif du Ruitor. — *Ann. Biol. Lacust.* Bruxelles, I.
- 1900, a. MORGAN (T. H.). — Regeneration in *Bipatium*. — *Archiv. Entwicklungsmec.* IX.
- 1900, b. — Regeneration in Planarians. — *Ibid.*, X.
- 1901, a. — Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*. — *Ibid.*, XIII.
- 1901, b. — Regeneration. — *Columbia University Biological Series*. New-York, VII.
1904. MORGENSTERN (P.). — Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allman. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXX.
1903. MRAZEK (AL.). — Ueber eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Pl. montenegrina*, nov. sp.). — *Sitzb. Kgl. böhm. Gesel. Wiss. Math. Natur.* Prag, XXXIII.
1913. — Beiträge zur Naturgeschichte von *Lumbriculus*. — *Sitzb. Kön. böhm. Gesel. Wiss. Math. Natur.* Prag, n° 14.
1908. MULLER (C.). — Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* und *Tubifex rivulorum*. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXVI.
1907. MURRAY (J.). — Encystment of Tardigrada. — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XLV.
1905. NEPPI (VAL.). — Über einige exotische Turbellarien. — *Zool. Jahrb. Abt. System.*, XXI.
1862. NOLL (F.-C.). — Ueber eine Landplanarie (*Planaria terrestris*). — *Der zool. Garten*. Weinland.
1844. OERSTED (A.-S.). — *Entwurf einer systematischen Eintheilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer, auf mikroskopische Untersuchungen gegründet*. — Kopenhagen.
1918. PARIS. — Note sur quelques espèces de la faune du département de la Côte-d'Or. — *Bull. soc. zool. France*, XLIII.
1910. PEREZ (CH.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des

- Muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg. — *Arch. Zool. Exper.*, 5^e sér. IV.
1922. PRENANT (M.). — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'Histologie comparée — *Arch. Morph. Expér. et Génér.*, V.
1911. RICHARDS (A.). — The method of cell division in the development of the female sex organs of *Moniezia*. — *Biol. Bull*, XX.
1892. ROSSINSKY (D.). — Materialien zur Kenntniss der Fauna der Wirbellosen des Moskauflusses. — *Ber. ges. Freund. Naturw.* Moskau, XVII.
1860. SCHMIDT (O.). — Die dendrocœlen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Gratz. — *Zeit. wiss. Zool*, X.
1885. — Metamorphose und Anatomie des männlichen *Aspidiotus nerii*. — *Archiv. Naturg*, LI.
1890. SCHNEIDER (K.-G.). — Histologie von *Hydra fusca*. — *Archiv. mikros. Anat.*, XXXV.
1910. SCHUCKMANN (W. von). — Die Verbreitung unserer Gebirgsbach-Planarien. — *Mitteil. Badischen Landesvereins Naturck* Freiburg.
1902. SCHULTZ (E.). — Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien. — *Zeit. wiss. zool.*, LXXII
1904. — Ueber Reduktionen. I. Ueber Hungerscheinungen bei *Planaria lactea*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XVIII.
1905. — Ueber Verjüngung. — *Biol. Centralbl*, XXV.
1907. — Ueber Reduktionen. III. Die Reduktion und Regeneration des abgeschnittenen Kiemenkorbes von *Clavellina lepadiformis*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIV.
1849. SCHULTZE (M.). — Ueber die Fortpflanzung durch Theilung bei *Naïs proboscidea*. — *Archiv. Naturg.*, XV.
1836. SCHULZE (F.-F.). — De planarium vivendi ratione et structura penitiori nonnulla. — *Diss. inaug. zoologica.*, Berlin.
1888. SEKERA (E.). — Príspevky ku známostem o Turbellariich sládkovodních. — *Stžsb. Kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag.* (Analyse en allemand de M. BRAUN, in *Archiv. f. Naturgesch.*, LV).
- 1906, a. — Zur Teratologie der Planarien. — *Ibid.*, XXXIV.
- 1906, b. — Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocœliden. — *Zool. Anz.*, XXX.
1909. — Einige Beiträge zur Lebensweise von *Planaria vitta*. — *Zool. Anz.* XXXIV.
1917. — O umelém vypestení pohlavních tvaru v rodu *Microstomum* O. Schm. — *Zvlátní otisk z Vestníkú král. české společnosti nauk na trida*, II.
- 1910-1913. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex.
2. On the correlation between primary and secondary sexual characters. — *Quart. Journ. Micros. Science*, LIV.
3. Further observations on parasitic castration. — *Ibid.*, LX.
7. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus mænas*. — *Ibid.*, LVII.
40. The effect of *Sacculina* on the storage of fat and glycogen and on the formation of pigment by its host., — *Ibid.*, LIV.
1911. SOLLAS (I.-B.-J.). — Note on parasitic castration in the earthworm, *Lumbricus herculeus*. — *Ann. Magaz. Nat. Hist.* London, 8^e sér., VII.
1906. STEINMANN (P.). — Geographisches und biologisches von Gebirgsplanarien. — *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, II.

1907. — Die Tierwelt der Gebirgsbäche. — *Ann. biol. lacust.* Bruxelles, II.
1908. STEINMANN (P.). — Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXV.
- 1909-1910. — Organisatorische Resultanten. Studien an Doppelplanarien. — *Ibid.*, XXVII et XXIX.
1911. — Revision der schweizerischen Tricladen. — *Rev. suisse Zool.*, XIX.
1916. — Autotomie, ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung, Transplantation und Regeneration der Tricladida. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Turbellaria.* Leipzig.
1901. STEVENS (N.-M.). — Notes on Regeneration in *Planaria lugubris*. *Archiv. Entwicklungsm.*, XIII.
1904. — On the germ cells and the Embryology of *Planaria simplicissima*. — *Proceed. Acad. Philadelphia*, LVI.
1907. — A histological Study of Regeneration in *Planaria simplicissima*, *Planaria maculata* and *Planaria morgani*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIV.
1909. — Notes on Regeneration in *Planaria simplicissima* and *Planaria morgani*. — *Ibid.*, XXVII.
1904. STOPPENBRINK (F.). — Die Geschlechtsorgane der Süsswassertricladen im normalen und im Hungerzustande. — *Verhandl. naturh. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, LXI.
1905. — Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen. — *Zeit. Wiss. Zool.*, LXXIX.
1909. STRINGER (C.-E.). — Notes on Nebraska Turbellaria with descriptions of two new species. — *Zool. Anz.*, XXXIV.
1918. — The free-living Flatworms (Turbellaria). — *Fresh-Water Biology* H. B. Ward and G. C. Whipple. New-York and London.
1907. SURFACE (F.-M.). — The early development of a Polyclad, *Planocera inquilina* Wh. — *Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia*, LIX.
1908. TANNREUTHER (G.-W.). — The Development of Hydra — *Biol. Bull*, XIV.
1902. THACHER (H.-F.). — The regeneration of the pharynx in *Planaria maculata*. — *Americ. Natural.*, XXXVI.
1908. THIÉBAUD. — Contribution à la biologie dulac de Saint-Blaise. — *Ann. Biol. lacustre.* Bruxelles, III.
1906. THIENEMANN. — Die Alpenplanarie am Ostseerand und die Eiszeit. — *Zool. Anz.* XXX et X. *Jahresber. geog. Gesell. zu Greifswald.*
1908. — Thüringer Tricladen, in die Bäche Jasmunds eingesetzt. — *Zool. Anz.*, XXXII.
1912. — Der Bergbach des Sauerlandes. Faunistisch-biologische Untersuchungen. — *Rev. d. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrog.* Leipzig. — *Biol. Suppl.*, IV.
1912. TIRALA (L.-G.-T.). — Regeneration und transplantation bei *Criodrilus*. — *Archiv. f. Entwicklungsmec.*, XXXV.
1913. TÖDTMANN (W.). — Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien. — *Archiv. Hydrobiol. Planktonkunde*, VIII.
- 1919, a. VANDEL (A.). — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura. I. — *Bull. soc. zoologique France*, XLIV.
- 1919, b. — Sur le déterminisme des deux modes de reproduction d'une Planarie : *Polycelis cornuta* Johnson. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXVIII.

- 1919, c. — Sur le mode de vie de deux Planaires (*Polycelis cornuta* Johnson et *Planaria alpina* Dana) aux environs de Paris et sur la constitution de la faune des ruisseaux de la même région. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIV.
- 1920, a. — Le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des glandes génitales. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXX.
- 1920, b. — Sur la reproduction des Planaires et sur la signification de la fécondation chez ces animaux. — *Ibid.*, CLXXI.
- 1920, c. — Sur la faune des sources. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLV.
- 1921, a. — *Lankesteria planariæ*, Grégarine parasite des Planaires d'eau douce. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LXXXIV.
- 1921, b. — La régénération des glandes génitales chez les Planaires. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXXII.
- 1921, c. — La question de la spécificité cellulaire chez les Planaires. — *Ibid.*, CLXXIII.
- 1921, d. — Notes biologiques sur les Planaires des environs de Montpellier. — *Bull. Biol. France et Belgiq.*, LV.
1890. VEJDovsky. — Note sur une nouvelle planaire terrestre (*Microplana humicola*) suivie d'une liste des Dendrocœles observés jusqu'à présent en Bohême. — *Rev. Biol. Nord France*, II.
1893. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. VII. Zur Kenntnis der Dendrocœlen Böhmens. — *Zeit. wiss. Zool.*, LX.
1897. VILLÈLE (A. DE) et BORDAGE (EDMOND). — Etudes sur les Canes à Sucre obtenues par semis. — *Revue agricole. Saint-Denis de la Réunion*, XII.
1911. VIRIEUX. — Sur la présence de *Polycelis cornuta* Johns. dans le Jura français. — *Feuille des Jeunes Natural.* Paris, 5^e sér., XLI, n° 492.
1912. — Sur les Planaires du Jura. — *Bull. soc. Hist. Nat. Doubs. Besançon*, XXV.
1891. VOIGT (W.). — *Planaria alpina* bei Bonn. — *Sitzb. Niederrh. Gesell. Natur. Heilk.* Bonn.
- 1892, a. — Die Fortpflanzung von *Planaria alpina* Dana. — *Zool. Anz.* XV.
- 1892, b. — Verbreitung von *Planaria alpina* und *Pl. gonocephala*. — *Sitzb. Niederrh. Gesell. Natur. Heilk.* Bonn.
- 1894, a. — Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. — *Biol. Centralbl.*, XIV.
- 1894, b. — *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*. — *Zool. Jahrb. Abt. System. Geog. u. Biol.*, VIII.
1896. — Die Einwanderung der Planariaden in unsere Gebirgsbäche. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, LIII.
1899. — Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körpertheilen bei Strudelwürmern. — *Sitzb. Nieder. Gesell. Natur. Heilk.* Bonn.
1900. — Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsverhältnisse bei einem Strudelwurm, *Polycelis cornuta*. — *Ibid.*
- 1901, a. — Zwei interessante isolierte Fundstellen von *Polyce'is cornuta*. — *Ibid.*
- 1901, b. — Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hunsrückgebirge und von *Polycelis cornuta* im Taunus. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westfal*, LVIII.

1904. VOIGT (W.). — Ueber die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, LXI.
1905. — Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hundsrück und im Hohen Venn. — *Ibid.*, LXII.
1907. — Wann sind die Strudelwurmarten *Planaria alpina*, *Polycelis cornuta* und *Planaria gonocephala* in die Quellbäche an den Vulkanen der Eifel eingewandert? — *Bericht über Versamml. Botan. Zool. Ver. Rheinl. Westf.*
1900. VOLZ (W.). — Die Verbreitung einiger Turbellarien in den Bächen der Umgebung von Aarberg. — *Mitt. Naturforsch. Gesell. Bern.*
1909. WAGER (R. E.). — The Oögenesis and early development of *Hydra*. — *Biol. Bull.*, XVIII.
1890. WAGNER (F. von). — Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma*, nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.*, IV.
1900. — Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus* Gr. I. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, XIII.
1905. — Id. II. — *Ibid.*, XXII.
1915. WALTON (L. B.). — Variability and Amphimixis. — *Americ. Natur.*, XLIX.
1907. WEBER (M.). — *Planaria cornuta* Johns. in Nederland. — *Tijdschr. Med. Dierk. Ver.*, 2^e sér., X.
1881. WEISMANN (A.). — Ueber die Dauer des Lebens. — 2^e allg. Sitz. 54 Versam. deutsch. Naturforsch. Ar. Salzburg.
1883. — *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen*. Jena.
1910. WEISS. — Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen. — *Zeit. wiss. Zool.*, CXL.
- 1913, a. WHITEHOUSE. — Zoological Results of the Abor Expedition 1911-12. XXII. Freshwater Planaria. — *Records of the Indian Museum*, VIII.
- 1913, b. — A Report on the Biology of the Lake of Tiberias. — The Planarians of the Lake of Tiberias. — *Journ. Proceed. Asiatic. Soc. Bengal.*, IX.
1904. WILHELMI. — Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen. — *Zool. Anz.*, XXVII.
1909. — Tricladen. — *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. — Berlin XXXII.
1886. WITLACZIL (E.). — Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. — *Zeit. wiss. Zool.*, XLIII.
1921. WOODRUFF. (L. L.). — The present status of the long-continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale University. — *Proceed. Nat. Acad. Sciences. U. S. America*. Washington, VII.
1914. WOODRUFF (L. L.) et ERDMANN (R.). — A normal periodic reorganization process without cell fusion in *Paramecium*. — *Journ. Exp. Zool.*, XVII.
1896. WOODWORTH (W. M.). — Report on the Turbellaria collected by the Michigan State Fish Commission during the summers of 1893 and 1894. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College*, XXIX.
1897. — Contributions to the Morphology of the Turbellaria. II. On some Turbellaria from Illinois. — *Ibid.*, XXXI.
1919. YOUNG (R. T.). — Association of somatic and germ-cells in Cestodes. — *Biol. Bull.*, XXXVI.
1886. ZACHARIAS (O.). — Ergebnisse einer zoologischen Exkursion in das Glatzer —, Iser- und Riesengebirge. — A. Über Fortpflanzung durch spon-

- tane Quertheilung bei Süßwasserplanarien. — *Zeit. wiss. Zool.*, XLIII.
1883. ZEPPELIN. — Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* nov. spec. — *Zeit. wiss. Zool.*, XXXIX.
1900. ZSCHOKKE (F.). — Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. — *Denksch. Schweiz. naturf. Ges.*, XXXVII.
1902. — Die Tierwelt eines Bergbaches bei Säckingen im südlichen Schwarzwald. — *Mitteil. bad. zool. Ver.*, Karlsruhe.
1908. — Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. — *Verhandl. deutsch. zool. Gesell.*
1915. ZWEIBAUM. — La régénération des ovaires chez *Polycelis nigra*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XLI.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — La sexualité chez les Champignons basidiomycètes.

Paléontologie. — Les Paludines des terrains tertiaires.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 26 novembre 1921.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

